Série E
N° d'ordre : 237

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Ernest FOLLENIUS

---

**Première thèse.** — Bases structurales et ultrastructurales des corrélations hypothalamo-hypophysaires chez quelques espèces de Poissons téléostéens.

**Deuxième thèse.** — Ultrastructure des types cellulaires de l'hypophyse de quelques Poissons téléostéens.

**Soutenues le 21 décembre 1962 devant la Commission d'examen.**

MM. J. VIVIEN..... *Président.*
R. COUTEAUX.....
F. STUTINSKY ..... *Examinateurs.*
CL. LÉVI.....

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1965

Série E
N° d'ordre : 237

# THÈSES

PRÉSENTÉES

## A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Ernest FOLLENIUS

---

**Première thèse.** — Bases structurales et ultrastructurales des corrélations hypothalamo-hypophysaires chez quelques espèces de Poissons téléostéens.

**Deuxième thèse.** — Ultrastructure des types cellulaires de l'hypophyse de quelques Poissons téléostéens.

**Soutenues le 21 décembre 1962 devant la Commission d'examen.**

MM. J. VIVIEN..... *Président.*
R. COUTEAUX.....
F. STUTINSKY ..... *Examinateurs.*
CL. LÉVI.....

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1965

# FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

---

**Doyen :**

Pr G. MILLOT.

**Doyens honoraires :**

A. DANJON, A. KIRRMANN, P. LACROUTE, H. J. MARESQUELLE, J. H. VIVIEN.

**Professeurs honoraires :**

ED. BAUER, P. DE BEAUCHAMP, L. BOUNOURE, H. CARTAN, G. CERF, CL. CHABAUTY, A. CHRÉTIEN, A. DANJON, J. DENY, CH. EHRESMANN, G. FOEX, M. FRECHET, H. GAULT, L. HACKSPILL, A. HÉE, R. HOCART, A. KIRRMANN, G. LEMÉE, P. L'HÉRITIER, A. LICHNEROWICZ, L. NEEL, H. OLLIVIER, G. RIBAUD, E. TERROINE, R. THIRY, H. VILLAT, ET. WOLFF.

**Professeurs :**

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| MM. | H. WEISS | T | | Physicochimie des hydrocarbures. |
| | G. HUGEL | T | | Chimie du pétrole. |
| | R. BONNET | T | | Chimie biologique. |
| | H. J. MARESQUELLE | T | | Biologie végétale. |
| | A. ROUSSEL | T | | Calcul différentiel et intégral et théorie des fonctions. |
| | H. FORESTIER | T | | Chimie générale. |
| | CH. SADRON | T | | Physicochimie macromoléculaire. |
| | J. ROTHE | T | | Physique du Globe. |
| | P. LACROUTE | T | | Astronomie. |
| | J. H. VIVIEN | T | | Zoologie et embryologie expérimentale. |
| | L. BOISSELET | T | | Chimie analytique du pétrole. |
| | A. MAILLARD | T | T P | Chimie. |
| | S. GORODETZKY | T | | Physique générale et physique nucléaire. |
| | L. SACKMANN | T | T P | Mécanique des fluides. |
| | J. BYE | T | | Chimie minérale et chimie physique. |
| | R. LOMBARD | T | | Chimie organique. |
| Mlle | M. PEREY | T | | Chimie nucléaire. |
| MM. | PH. PLUVINAGE | T | | Physique expérimentale. |
| | S. GOLDSZTAUB | T | | Minéralogie et pétrographie. |
| | P. JOLY | T | | Biologie générale. |
| | H. BENOIT | T | | Physique générale. |
| | J. L. KOSZUL | T | | Topologie. |
| | P. CUER | T | | Physique générale et physique corpusculaire. |
| | G. MILLOT | T | | Géologie et paléontologie. |
| | R. LECOLAZET | T | T P | Physique du Globe. |
| | H. SAUCIER | T | T P | Minéralogie. |
| | R. ROHMER | T | | Chimie. |
| Mlles | S. GILLET | T | T P | Paléontologie. |
| | A. GAGNIEU | T | T P | Botanique. |
| MM. | R. THOM | T | | Analyse supérieure. |
| | S. NIKITINE | T | | Physique générale. |
| | F. STUTINSKY | T | | Physiologie générale. |
| | B. WURTZ | P | S C | Chimie biologique. |
| | J. BRENET | T | T P | Chimie physique. |
| | G. OURISSON | T | T P | Chimie. |

## Professeurs *(suite)*

| | | | |
|---|---|---|---|
| MM. | Fr. Stephan | P S C | Zoologie. |
| | Cl. Levi | T T P | Biologie générale. |
| | A. Coche | T T P | Physique nucléaire. |
| | R. Cerf | T T P | Physique. |
| | M. Berger | T T P | Mathématiques. |
| | J. Frenkel | T | Mathématiques. |
| | P. Taglang | P S C | Physique. |
| | J. P. Lonchamp | P S C | Physique. |
| | J. Boscher | T T P | Mécanique des fluides. |
| | A. Deluzarche | T T P | Chimie. |
| | J. B. Donnet | P S C | Chimie physique. |
| | R. Armbruster | P S C | Physique. |
| | A. Roche | T | Physique du Globe. |
| | L. Hirth | T | Microbiologie. |
| | J. Yoccoz | P S C | Physique théorique. |
| | A. Sigot | P S C | Zoologie. |
| | J. Cogne | T | Géologie. |
| | A. Fuchs | | Mécanique rationnelle. |
| | A. Gallmann | P S C | Physique. |
| | P. Mialhe | T T P | Physiologie animale. |

## Maîtres de conférences :

| | | |
|---|---|---|
| MM. | J. Parrod | Chimie. |
| | R. Wey | Chimie. |
| | J. Wucher | Physique. |
| Mmes | D. Magnac | Physique. |
| | M. Brini | Chimie. |
| MM. | M. Daune | Physique. |
| | J. P. Adloff | Chimie nucléaire. |
| | J. Gremillard | Mathématiques. |
| | G. Perny | Physique. |
| | J. Levisalles | Chimie. |
| | D. Bernard | Méthodes mathématiques de la physique |
| | R. Baro | Physique. |
| | G. Lapraz | Botanique. |
| | H. Danan | Physique. |
| | M. Zisman | Mathématiques. |
| | E. Daniel | Physique. |
| | F. Norguet | Mathématiques. |
| | P. Chevallier | Physique. |
| | J. Leray | Physique. |
| | H. Duranton | Botanique. |
| | R. Weiss | Chimie. |
| | P. Cartier | Mathématiques. |
| | J. P. Schwing | Chimie. |
| | G. Monsenego | Physique. |
| | P. Gabriel | Mathématiques. |
| | M. Siskind | Physique. |

## Secrétaire :

G. Saint-Pé.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

# *AVANT-PROPOS*

Ce travail a été réalisé dans le Laboratoire de Zoologie et d'Embryologie expérimentale de la Faculté des Sciences. Qu'il soit un hommage à mon Maître, M. le Doyen J. Vivien, dont le brillant enseignement sut m'attirer vers son laboratoire. J'y ai trouvé le meilleur accueil et des possibilités de travail exceptionnelles. Sa grande bienveillance m'a été d'un très grand encouragement dans la réalisation de ce travail. Qu'il me soit permis de lui exprimer ici toute ma gratitude.

Mon travail a bénéficié de nombreux concours :

J'adresse tous mes remerciements à M. le Pr Fruhling qui m'a généreusement ouvert les portes de son service de microscopie électronique dirigé par le Dr Porte.

Je dois au Dr Porte et à son équipe l'initiation très précieuse aux techniques de cytologie électronique dans une atmosphère reflétant une conception enthousiaste et généreuse de la recherche. La place de choix que tient l'étude des ultrastructures dans ce travail doit beaucoup à son concours. Qu'il soit assuré de mon amitié et de mes sentiments de vive reconnaissance.

M. le Pr Couteaux, en acceptant de faire partie de mon jury de thèse, m'a fait un très grand honneur. Ses travaux de neuro-anatomie ont à plusieurs reprises servi de base à l'interprétation délicate des images des jonctions neuroglandulaires et neurovasculaires.

Il m'est particulièrement agréable de remercier M. le Pr Stutinsky, spécialiste dans le domaine des neurosécrétions, d'avoir bien voulu accepter de juger mon travail.

L'intérêt que m'a témoigné M. le Pr Lévi a toujours été pour moi un encouragement précieux.

Enfin, j'adresse tous mes remerciements à M. Haas, Mmes Rohr, Heitz et Schwœrer — équipe technique de microscopie électronique — pour leur concours dévoué et compétent.

*Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.*
12e Série, Tome **VII**, pp. 1-150.

# BASES STRUCTURALES ET ULTRASTRUCTURALES DES CORRÉLATIONS HYPOTHALAMO-HYPOPHYSAIRES CHEZ QUELQUES ESPÈCES DE POISSONS TÉLÉOSTÉENS

**Par Ernest FOLLENIUS**

SOMMAIRE

INTRODUCTION ..... 5

MATÉRIEL ET MÉTHODES ..... 7
*1° Considérations générales* ..... 7
*2° Espèces étudiées* ..... 8
*3° Méthodes* ..... 8
a) Méthodes anatomiques ..... 8
b) Méthodes histologiques ..... 8
c) Méthodes électroniques ..... 9

CHAPITRE PREMIER. — ***Etude du noyau préoptique de* Perca fluviatilis *et* Salmo irideus** ..... 10

I. — HISTORIQUE ..... 10

II. — PROBLÈMES CYTOLOGIQUES ..... 11
a) Le problème de l'origine de la neurosécrétion ..... 12
b) Le processus de formation de la neurosécrétion ..... 12
c) Le transport du neurosécrétat ..... 13

III. — ULTRASTRUCTURE DE LA NEUROSÉCRÉTION ET DU SYSTÈME PRÉOPTICO-HYPOPHYSAIRE ..... 14
*1° Travaux antérieurs* ..... 14
Structure fine de la neurosécrétion ..... 14
*2° Topographie et cytologie classique du noyau préoptique de la Perche* ..... 15

*3° Etude descriptive de l'ultrastructure* ..... 15
*4° Corrélation entre structure et fonction* ..... 20
a) Rappel de l'histochimie et de la biochimie des neurosécrétions du noyau préoptique ..... 20
b) Fonction des structures cellulaires ..... 20
*5° Cytologie comparée des différents systèmes neurosécréteurs* ..... 23
*6° Physiologie du système préoptico-hypophysaire* ..... 24

IV. — Relations entre noyau préoptique et système nerveux ..... 25
*1° Synapses axosomatiques* ..... 26
*2° Interprétation cytophysiologique* ..... 26

V. — Relations entre les neurones préoptiques et les capillaires ..... 28

VI. — Relations entre le système préoptico-hypophysaire et le troisième ventricule ..... 29
*1° Relation entre le noyau préoptique et le troisième ventricule* ..... 30
*2° Le faisceau préoptico-hypophysaire dans la région infundibulaire.* 30
a) Travaux sur la structure fine de l'éminence médiane ..... 30
b) Structure de la région infundibulaire chez *Rhodeus* ..... 31
c) Structure, formation et signification des corps de Herring ..... 33

VII. — Apparition de la neurosécrétion ..... 35
*1° Lieu de la première apparition du neurosécrétat* ..... 35
*2° Entrée en fonction du système préoptico-hypophysaire* ..... 35

Chapitre II. — ***Etude du noyau latéral du tuber*** ..... 39

I. — Généralités et topographie ..... 39
a) Le noyau latéral du tuber de la Truite ..... 39
b) Cytologie classique ..... 40
c) Histo- et cytochimie du noyau latéral du tuber ..... 41
d) Cycle sécrétoire du noyau latéral du tuber ..... 41
e) Voies d'excrétion ..... 41

II. — Ultrastructure du noyau latéral du tuber ..... 42
*Description de la cytologie fine des neurones du noyau latéral du tuber* ..... 43
a) Noyau latéral du tuber des Truites immatures ..... 43
b) Noyau latéral du tuber des Truites adultes ..... 43
c) Structure fine des neurosécrétions du noyau latéral du tuber .. 44
d) Structure du noyau ..... 45

III. — Rapports avec le système nerveux ..... 46

Chapitre III. — ***Taille des neurosécrétions dans l'ensemble du système préoptico-hypophysaire et comparaison des deux types de neurosécrétion du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber*** ..... 47

Détermination de la taille des neurosécrétions ..... 47
*1° Technique de mesure* ..... 48
*2° Homogénéité de la population des grains* ..... 49
*3° Spécificité de la taille moyenne des grains* ..... 50
*4° Etudes des granules élémentaires au cours du transport intra-axonal* ..... 50
*5° Comparaison du diamètre des neurosécrétions du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber* ..... 54

CHAPITRE IV. — ***La vascularisation hypophysaire chez quelques Poissons téléostéens*** ..... 55

I. — GÉNÉRALITÉS ..... 55

*1° Définition du système porte* ..... 55

*2° Problèmes posés par la vascularisation hypophysaire des Poissons téléostéens* ..... 56

*3° Travaux antérieurs concernant l'anatomie de la vascularisation hypophysaire des Poissons* ..... 57

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES ..... 58

a) Matériel utilisé ..... 58
b) Morphologie de la région hypophysaire ..... 58
c) Terminologie ..... 59

III. — LES CONNEXIONS VASCULAIRES DE L'HYPOPHYSE ..... 59

*1° Connexions artérielles* ..... 59
a) Connexions artérielles de l'hypophyse des Cyprinodontes ..... 59
b) Connexions artérielles chez les Cypriniformes ..... 61
c) Alimentation artérielle de l'hypophyse de la Perche ..... 63
d) Alimentation artérielle de l'hypophyse de la Truite ..... 63

*2° Vascularisation artérielle directe de l'hypophyse des Poissons* ..... 64

*3° Les connexions veineuses* ..... 65

*4° Rapports entre la vascularisation céphalique et hypophysaire* ..... 65

*5° Discussion* ..... 67

IV. — VASCULARISATION INTRAHYPOPHYSAIRE ..... 70

*1° Vascularisation hypophysaire de* Phoxinus lævis *Agass* ..... 70
a) Irrigation de la méta-adénohypophyse ..... 71
b) Comparaison de la topographie des connexions veineuses de certains Cypriniformes ..... 73
c) Réseau vasculaire de la pro- et de la méso-adénohypophyse .. 73

*2° Vascularisation hypophysaire des Cyprinodontes* ..... 75

*3° Vascularisation de l'hypophyse de la Perche* ..... 77

*4° Vascularisation de l'hypophyse de la Truite* (*Salmo irideus* Gibb) . 79

*5° Considérations générales* ..... 81

V. — STRUCTURE FINE DES CAPILLAIRES ..... 83

*1° Rapports entre les capillaires et le tissu glandulaire* ..... 83
Extrusion des produits glandulaires ..... 83

*2° Structure des capillaires* ..... 85
Structure des capillaires de la neurohypophyse ..... 86

VI. — CONCLUSIONS ..... 86

VII. — COMPARAISON DE L'IRRIGATION ARTÉRIELLE DE L'HYPOPHYSE DES POISSONS ET DES AUTRES VERTÉBRÉS ..... 89

CHAPITRE V. — ***Etude de la structure du complexe neurohypophysaire et des relations neurovasculaires et neuroglandulaires*** ..... 91

I. — STRUCTURE DE LA NEUROHYPOPHYSE ..... 91

*1° Structure du pédoncule hypophysaire* ..... 91
a) Type platybasique ..... 92
b) Type leptobasique ..... 92

*2° Agencement topographique de la neurohypophyse* ..... 92

*3° Structure histologique de la neurohypophyse* ..... 94

*4° Structure fine de la neurohypophyse de la Perche et de la Truite*.. 95
a) Partie crâniale de la neurohypophyse..... 95
b) Partie moyenne de la neurohypophyse..... 96
c) Partie caudale de la neurohypophyse..... 97

*5° Rapports entre les fibres du faisceau préoptico-hypophysaire et les pituicytes* ..... 97
a) Travaux antérieurs ..... 97
b) Comparaison des pituicytes et des cellules gliales du diencéphale ..... 98
c) Comparaison avec les pituicytes du lobe nerveux d'autres Vertébrés ..... 99
d) Caractéristiques cytologiques des pituicytes des Poissons en fonction de leur localisation..... 99
e) Structure fine des rapports neurites-pituicytes..... 100
f) Problème de l'innervation des pituicytes..... 101
g) Rôle des pituicytes..... 102

II. — Etude des connexions neurovasculaires et neuroglandulaires dans l'hypophyse ..... 103

*1° Généralités* ..... 103

*2° Travaux histologiques antérieurs* ..... 104

*3° Observations histologiques personnelles* ..... 105

*4° Travaux de microscopie électronique*..... 106

*5° Observations sur la structure des terminaisons crinophores et sur les modalités d'excrétion des neurosécrétions*..... 107

*6° Localisation des terminaisons neurosécrétoires*..... 109

A. — Terminaisons nerveuses dans la méta-adénohypophyse... 110

B. — Terminaisons nerveuses neuroglandulaires et neurovasculaires dans la méso-adénohypophyse..... 113

C. — Terminaisons nerveuses neuroglandulaires et neurovasculaires dans la pro-adénohypophyse..... 117

*7° Discussion* ..... 117

III. — Anatomie comparée de la neurohypophyse des Poissons..... 121

IV. — Conclusions ..... 125

Résumé et conclusions générales..... 126

Bibliographie ..... 130

Légendes des planches hors texte..... 143

# INTRODUCTION

Le contrôle des activités hypophysaires par le système nerveux central et en particulier par l'hypothalamus a été envisagé dès 1912 par Aschner, à la suite des perturbations provoquées dans le fonctionnement des glandes endocrines par la lésion de certaines régions hypothalamiques.

Dans l'étude des relations hypothalamo-hypophysaires, les Poissons téléostéens tiennent une place particulière. L'anatomie de l'innervation et de la vascularisation de leur hypophyse diffère sur de nombreux points de celle des autres Vertébrés. Dans les études d'anatomie comparée du complexe hypothalamo-hypophysaire des Vertébrés, on avait l'habitude de placer le groupe des Poissons à part, tant les points de comparaison étaient peu nombreux et les différences de structure importantes. La division du complexe hypophysaire en plusieurs lobes assez bien délimités, l'intrication prononcée de la neuro- et de l'adénohypophyse constituent autant de particularités anatomiques réservées aux seuls Poissons. Malgré de nombreux travaux, l'homologie des différentes parties de l'hypophyse des Poissons avec celles de l'hypophyse des Tétrapodes reste encore à établir avec rigueur.

L'absence de système porte extrahypophysaire, constatée par de nombreux auteurs, restait très difficile à expliquer. Il est vrai que les conceptions concernant l'homologie des différentes parties de la neurohypophyse étaient à peine discutées et que de nombreux travaux assimilaient la neurohypophyse des Poissons téléostéens au lobe nerveux des Tétrapodes. Deux grandes directions de recherche étaient cependant définies quant à l'anatomie des relations hypothalamo-hypophysaires. L'accent a été mis, d'une part, sur les relations neuro-glandulaires directes qui semblaient constituer une particularité anatomique intéressante; certains auteurs envisageaient, d'autre part, l'existence d'une liaison neurohumorale assurée par les capillaires situés autour de la neurohypophyse.

Les méthodes histologiques et neuro-anatomiques, qui avaient permis une exploration remarquable des deux principales voies neurosécrétoires de l'hypothalamus des Poissons, se révélaient insuffisantes pour mettre en évidence, d'une façon précise, les relations neurovasculaires et neuroglandulaires.

D'autres méthodes plus précises devaient être mises en œuvre pour résoudre les différentes questions de morphologie et de cytologie submicroscopiques qui restaient en suspens.

*
**

Dans notre travail, nous nous sommes particulièrement intéressé à l'exploration et à la définition des caractéristiques submicroscopiques des deux principaux faisceaux crinophores du diencéphale : le faisceau préoptico-hypophysaire et le faisceau tubéro-hypophysaire. Pour le premier, quelques études portant sur une partie restreinte existaient, alors que les caractéristiques des neurones et voies du noyau latéral du tuber n'avaient encore fait l'objet d'aucune étude.

Dans une deuxième partie, nous comparons les deux types de neurosécrétions, à leur origine, en vue de déceler s'il est possible de les différencier à l'échelle des ultrastructures grâce à la taille des grains élémentaires.

L'étude des relations neurovasculaires intrahypophysaires suppose la connaissance de la disposition des différents circuits vasculaires dans l'hypophyse. En l'absence de documents précis sur ce point, nous avons entrepris de définir les particularités de la vascularisation hypophysaire chez un certain nombre d'espèces particulièrement intéressantes en endocrinologie. Par comparaison de la vascularisation hypophysaire de plusieurs espèces, appartenant à des ordres différents, nous avons tenté de définir, malgré une grande variabilité spécifique, les principales caractéristiques de la vascularisation hypophysaire.

Dans une dernière partie, nous avons considéré la structure de la neurohypophyse. L'analyse de sa composition facilite la comparaison avec la neurohypophyse des Vertébrés supérieurs et permet d'envisager la discussion des homologies de ses différentes parties.

Enfin, nous avons tenté de préciser, par la microscopie électronique, la structure et la localisation des terminaisons nerveuses neuroglandulaires et neurovasculaires dans les différents lobes de l'hypophyse. L'existence de jonctions neurovasculaires sur les capillaires passant dans la neurohypophyse indique qu'il existe un relais neurohumoral dans le système de contrôle hypothalamo-hypophysaire chez les Poissons.

# MATÉRIEL ET MÉTHODES

## *1° Considérations générales.*

Les grandes étapes des recherches morphologiques sur la neurosécrétion ont été marquées par les moyens techniques mis en œuvre.

Durant un premier temps, ce sont les méthodes histologiques classiques (colorations au trichrome de Masson, à l'Azan et leurs variantes) qui sont employées pour mettre en évidence l'activité sécrétoire dans les neurones du diencéphale. La spécificité très faible de ces méthodes est en partie responsable d'une certaine confusion quant à l'origine de la colloïde neurohypophysaire. Celle-ci se colorait en effet de la même manière que les produits élaborés par certaines cellules hypophysaires. De plus, les deux neurosécrétions préoptiques et tubériennes présentent des affinités tinctoriales identiques. Ces méthodes ont néanmoins permis à Palay (1945) de décrire l'ensemble du système préoptico-hypophysaire de certains Poissons.

Pendant une deuxième période, l'emploi de la coloration de Gomori (1941), de l'aldéhyde fuchsine (Gomori, 1950; Gabe, 1953), du bleu alcian (Adams et Sloper, 1956), permet de confirmer l'existence d'une voie préoptico-hypophysaire et d'en aborder l'étude histophysiologique.

L'emploi du microscope électronique marque le début de la troisième période (1955). Son pouvoir de résolution très élevé permet d'aborder les problèmes de cytologie fine et d'anatomie submicroscopique qui restaient en suspens. Grâce à cette nouvelle technique d'observation, les aspects morphologiques de la formation, du transport et de l'excrétion de la neurosécrétion peuvent être étudiés.

L'interprétation des images obtenues demande une superposition des observations au microscope optique et au microscope électronique.

Il serait intéressant de savoir, même par une estimation sommaire, quelle est la sensibilité des méthodes histologiques par rapport aux méthodes électroniques.

Sur les coupes semi-fines, il suffirait théoriquement que quatre granules élémentaires soient alignés à une distance inférieure à 1 000 Å pour former un groupe dont les dimensions dépassent la limite de résolution du microscope optique. En fait, c'est la sensibilité de la coloration qui détermine la quantité de neurosécrétat que l'on peut mettre en évidence. La comparaison entre une coupe semi-fine et une coupe ultrafine observée au microscope électronique montre qu'il faut au moins une centaine de grains élémentaires pour obtenir une réaction tinctoriale nette.

Sur les coupes histologiques, fixées suivant les techniques classiques, les granules d'environ 200 mμ sont colorables à l'hématoxyline de Gomori (Rodeck et Caesar, 1956). La colorabilité apparemment accrue des grains après fixation ordinaire est en grande partie due à l'altération des protéines par les liquides fixateurs. La structure des grains élémentaires est détruite, leur contenu conflue et coagule en des amas présentant une forte concentration en produit colorable. Il faut cependant souligner que ce processus suppose la présence d'une quantité assez élevée de granules pouvant se rassembler en agrégats. Si l'on considère le rapport de l'épaisseur des coupes utilisées pour les deux procédés d'observation, on arrive à la conclusion que les quantités de neurosécrétat visibles au microscope électronique sont incomparablement plus faibles que celles mises en évidence par les méthodes histologiques et histochimiques classiques. A la limite, la présence d'un ou de quelques granules élémentaires dans un axone suffit pour révéler sa nature crinophore.

## 2° *Espèces étudiées.*

Des représentants de quatre ordres de Poissons téléostéens ont été étudiés dans ce travail. Notre choix a surtout été orienté vers les espèces présentant certaines particularités anatomiques facilitant l'étude des différents problèmes que nous considérons spécialement. Bien que notre éventail soit assez réduit, il permet cependant d'amorcer une étude comparative de certains points particuliers.

| | |
|---|---|
| 1° Isospondyles ..... | *Salmo irideus* Gibb (E 13) (H 4). |
| 2° Cypriniformes : | |
| a) Cyprinidæ ..... | *Phoxinus lævis* (E 1) (H 10). |
| | *Leusciscus rutilus* (H 4). |
| | *Rhodeus amarus* (H 8) (E 3). |
| | *Carassius vulgaris* N. (H 4). |
| | *Gasterosteus aculeatus* (H 7). |
| b) Siluridæ ..... | *Ameiurus nebulosus* Raf. (H 3). |
| 3° Cyprinodontiformes : | |
| Cyprinondontidæ ..... | *Xiphophorus helleri* H. (E 17) (H 30). |
| | *Lebistes reticulatus* R. adultes (E 16) (H 70) |
| | jeunes avant la mise bas (E 10) (H 10). |
| | *Mollienisia sphenops* C. V. (E 5) (H 14). |
| 4° Perciformes : | |
| Percidæ ..... | *Perca fluviatilis* (E 19) (H 6). |
| 5° Syngnathes ..... | *Hippocampus guttulatus* Cuv (H 3). |

La lettre et le chiffre placés entre parenthèses indiquent la technique d'étude : E = microscopie électronique, H = histologie, et le nombre d'individus de chaque espèce qui ont été considérés.

## 3° *Méthodes.*

Les techniques utilisées dans notre travail peuvent être réunies en trois groupes :

*a)* ***Les méthodes anatomiques.*** — Pour l'étude de la vascularisation hypophysaire, la méthode de l'injection à l'encre de Chine a donné de bons résultats. Les Poissons anesthésiés sont injectés soit par voie cardiaque, soit par l'aorte dorsale qui chemine dans le canal hémal. Les petites espèces et notamment les Cyprinodontes ont surtout été injectées par la voie cardiaque. L'encre de Chine est utilisée à la concentration normale sans aucun additif. Les Poissons injectés, fixés dans un mélange alcool à 95° formol acide acétique (75 : 25 : 5), ont été rendus transparents selon la méthode de Spalteholz. Une dissection ultérieure est nécessaire pour l'étude de la région hypophysaire des grandes espèces.

Des observations complémentaires ont été faites sur des pièces injectées, fixées au Bouin trichloracétique et coupées à 8-10 μ suivant les trois plans de référence. L'inclusion des têtes se fait dans un mélange de paraffine cérésine 90/10 sous vide. Le sens du courant sanguin a pu être déterminé chez certaines espèces par observation sur le vivant après dissection sous anesthésie.

*b)* ***Méthodes histologiques.*** — *Fixation.* — Un grand nombre de têtes ont été fixées *in toto,* après ouverture de la partie supérieure de la boîte crânienne et au besoin du myodome. La fixation au Bouin trichloracétique (Bouin avec 10 %

d'acide trichloracétique à 5 %, à la place de l'acide acétique), a donné les meilleurs résultats. Après la durée de fixation normale de 3 jours, la décalcification des pièces est déjà très avancée et suffisante pour les petites pièces. Les pièces importantes sont encore décalcifiées pendant 24 heures dans un mélange de formol à 10 % avec 5 % d'acide trichloracétique. Inclusion comme indiqué ci-dessus après passage dans le benzoate de méthyle celloïdine. Des essais de fixation au Susa et au Bouin formique ont donné des résultats moins favorables.

Nous avons utilisé les liquides fixateurs suivants pour les pièces disséquées : Bouin, Bouin trichloracétique, Bouin-Hollande, Bouin-Hollande sublimé selon Herlant, Helly, Carnoy, formol à 10 %, formol à 10 % sublimé.

*Colorations.* — Nous avons utilisé les colorations suivantes :

— colorations topographiques : hématoxyline de Regaud, éosine, trichrome de Masson.

— colorations cytologiques et histochimiques : P. A. S. orange G. de Herlant (1951), Cleveland Wolfe (1932), hématoxyline chromique phloxine de Gomori (1941), fuchsine paraldéhyde de Gomori, selon Gabe (1953), bleu alcian P. A. S. orange G., vert de méthyle pyronine.

c) ***Méthodes électroniques.*** — Les pièces de petite taille sont fixées très rapidement au liquide de Palade pendant une heure à 4°. Les organes à étudier sont pratiquement fixés *in vivo* sur les poissons anesthésiés au MS 222 de Sandoz. Pour le noyau préoptique, le liquide fixateur est directement injecté dans le 3e ventricule.

Une amélioration des résultats a pu être obtenue par l'emploi du liquide de Palade modifié selon Palay et coll. (1962) par l'adjonction de 0,5 % de $CaCl^2$. L'addition de saccharose (Caulfield, 1957) n'améliore pas la fixation.

La durée de fixation a été réduite à 30 minutes pour les hypophyses des alevins de Lebistes.

L'inclusion est faite dans le mélange de méthacrylate de butyle-méthyle 9/1 prépolymérisé (Borysko, 1956). Les pièces sont orientées, si nécessaire, avant la polymérisation qui se fait à 60° pendant 24-48 heures. Les coupes de 300 à 500 Å montées sur formvar ont été examinées aux microscopes électroniques Philipps E. M. 100 * et Siemens Elmiskop 1 **, avec une tension d'accélération de 40 à 60 kV.

Quelques coupes ont été colorées à l'acétate d'uranyle à 1 % pendant 15 à 30 minutes.

La sélection des coupes les plus intéressantes est faite par l'examen des coupes semi-fines montées à l'huile de paraffine et examinées au contraste de phase. L'interprétation des images micro-électroniques est facilitée par une étude des coupes semi-fines précédant ou suivant immédiatement la coupe ultrafine. La coloration de coupes semi-fines d'épaisseur appropriée, selon les méthodes préconisées par De Harven (1956) (P. A. S., hématoxyline-éosine, bleu alcian, P. A. S., hématoxyline de Gomori-phloxine), apporte de précieux renseignements sur la composition des structures étudiées et facilite beaucoup les comparaisons avec les images histologiques.

---

* Institut d'Anatomie Pathologique, Faculté de Médecine.

** Centre de Recherches Nucléaires, Département des Applications Biologiques, C. N. R. S.

*CHAPITRE PREMIER*

# ÉTUDE DU NOYAU PRÉOPTIQUE DE *PERCA FLUVIATILIS* ET *SALMO IRIDEUS*

## *I. — HISTORIQUE*

Les études anatomiques, histologiques et cytologiques, désormais classiques, ont mis en évidence l'importance de la liaison entre le diencéphale et l'hypophyse. Des systèmes différents, d'importance inégale, assurent cette liaison. Le faisceau préoptico-hypophysaire et le faisceau tubéro-hypophysaire sont les mieux connus.

Depuis les travaux de Scharrer (1928, 1930, 1932), les neurones de ces voies ont spécialement été étudiés en raison de leur activité neurosécrétoire. Les phénomènes de neurosécrétion, définis pour la première fois par Scharrer pour les neurones du diencéphale des Téléostéens, avaient d'abord été décrits dans les cellules de Dahlgreen de la Raie par Speidel (1919). L'idée même de neurosécrétion ou d'activité neuroglandulaire a suscité de très nombreuses controverses. A première vue, l'élaboration de sécrétions figurées à l'intérieur d'une cellule nerveuse constitue une particularité cytologique et physiologique remarquable, qui ne correspond pas à son rôle fonctionnel habituel.

Pour cette raison, l'idée de neurosécrétion ne s'est pas imposée d'emblée. Il est vrai que les premiers travaux ne portaient que sur une partie du système préoptico-hypophysaire : soit sur le noyau préoptique, soit sur la posthypophyse. La liaison anatomique entre ces deux parties (Palay, 1945) a été établie bien après la description de la « glande diencéphalique » par Scharrer (1933).

De nombreux auteurs admettent avec Collin (1924, 1925, 1928) une origine exogène, c'est-à-dire hypophysaire, de la colloïde du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber. Celle-ci résulterait d'une fonte holocrine des cellules de la pars intermedia (neurocrinie de Collin). Elle migrerait vers les noyaux hypothalamiques dans le tissu nerveux même.

Pour d'autres : Gersh (1939), Morato (1939), Griffiths (1938 *a*, 1938 *b*, 1939), Romeis (1940), Tavarez de Sousa (1943), Roussy et Mosinger (1946), la colloïde de la posthypophyse représenterait un produit de sécrétion des cellules gliales ou pituicytes. Il y aurait un processus de gliocrinie avec migration des produits élaborés vers les centres hypothalamiques.

L'idée de l'origine endoneuronale de la colloïde est d'abord soutenue par Roussy et Mosinger (1934) qui en font un type spécial de la neuricrinie, c'est-à-dire de l'élaboration des neurohumeurs. Dans un premier travail, ils admettent la colloïdopexie neuronale, mais ultérieurement ils pensent que le neurone peut simultanément être le siège d'un phénomène nerveux et d'un phénomène sécrétoire.

L'hypothèse première de Scharrer, d'une origine préoptique du neurosécrétat avec migration de celui-ci, est reprise par Palay (1945). Il donne la première description complète de la voie neurosécrétoire préoptico-hypophysaire *(préoptico-hypophysial pathway)* dont Scharrer (1937) n'avait reconnu que la première partie située entre le noyau préoptique et le noyau latéral du tuber. Il établit d'une façon précise les relations anatomiques qui existent entre la neurohypophyse

et le noyau préoptique. Certaines parties du faisceau préoptico-hypophysaire avaient déjà été reconnues grâce à des études neurohistologiques.

Le tableau I donne la terminologie employée par les différents auteurs; il indique également les parties qui avaient été décrites :

*TABLEAU I* (1)

| Auteurs | Espèce | Nom | Partie terminale dans |
|---|---|---|---|
| Herrick (1892) .. | *Gadus.* | *Tr. præthalamo-cinereus* = *T. PR. C.* | Tuber cinereum. |
| Kappers (1906) .. | *Gadus.* | | |
| Rothig (1911) ... | *Gadus.*<br>*Callionymus lyra.*<br>*Molva molva.* | *Tr. præthalamo-cinereus* = *T. PR. C.* | |
| Sheldon (1912) .. | *Cyprinus carpio.* | *T. PR. C.* + *Tr. hypophyseos.* | Hypophyse. |
| Holmgren (1920) . | *Osmerus.* | *T. PR. C. rectus.* | N. L. T. + N. A. T. hypophyse ? |
| Boon (1938) ..... | *Lota lota.*<br>*Raja.* | *Tr. hypothalamo-hypophysius.* | |
| Herrick (1941) .. | *Ameiurus.* | *Tr. hypophysius.* | Hypophyse. |
| Crosby Wood-burne (1940) .. | Etude générale. | *Tr. préoptico-hypo-physius.* | Hypophyse. |

(1) Pour la bibliographie, voir Palay (1945).

L'emploi d'une nouvelle technique, l'hématoxyline chromique selon Gomori (1941), initialement prévue pour la mise en évidence des types cellulaires du pancréas endocrine, a permis à Bargmann et coll. (1950) de confirmer l'existence d'une voie neurosécrétoire préoptico-hypophysaire. La mise en évidence de neurosécrétat par cette coloration facilite considérablement toutes les études concernant le système neurosécrétoire. Leur nombre est considérable. Elles ont fait l'objet de revues d'ensemble par Stutinsky (1953), Scharrer et Scharrer (1954), Bargmann (1954) et Sloper (1958). Trois symposia (Naples, 1953, publ. 1954; Lund, 1957, publ. 1958; et Bristol, 1961, publ. 1962) ont été consacrés aux différents aspects : anatomiques, histologiques, cytologiques et biochimiques des phénomènes neurosécrétoires. Une dernière revue (Barry, 1961) fait le point des recherches morphologiques et expérimentales récentes. La bibliographie extrêmement abondante donnée dans ces revues nous dispense de faire un tour d'horizon plus général. Nous ne citerons dans notre travail que les études consacrées plus spécialement aux aspects qui nous intéressent.

## *II. — PROBLÈMES CYTOLOGIQUES*

Au moment où Palay (1955) donnait la première description de l'ultrastructure de la neurosécrétion, quelques problèmes cytologiques restaient ouverts. Nous allons les situer avant d'aborder l'examen des résultats acquis grâce à la microscopie électronique.

*a) **Le problème de l'origine de la neurosécrétion*** suscite d'importantes controverses. Bien que SCHARRER (1930, 1932, 1937), PALAY (1945), SCHARRER, PALAY et NILGES (1945), STUTINSKY (1950, 1951), BARGMANN (1953) aient apporté de nombreux arguments en faveur d'une origine exclusivement neuronale, de nombreux auteurs considèrent que la genèse de la neurosécrétion intervient dans l'ensemble du faisceau ou à son extrémité.

Cette dernière thèse est soutenue par SPATZ (1953) qui considère que, par analogie avec d'autres cellules glandulaires, la genèse du neurosécrétat se fait dans la partie distale des neurites. Dans les expériences de section du faisceau P. O. H., l'accumulation de la neurosécrétion au niveau proximal de la section serait due à une sécrétion locale et non à une accumulation du produit élaboré dans les neurones et transporté jusque-là. Cette hypothèse pratiquement abandonnée a encore été soutenue par CHRIST (1962) et DIEPEN (1962) au Symposium de Bristol. Elle n'a pas été entièrement écartée dans certains travaux d'électronique (GERSCHENFELD, TRAMEZZANI et DE ROBERTIS, 1960).

L'hypothèse de l'origine distale du neurosécrétat est surtout basée sur les observations histologiques montrant une forte accumulation de neurosécrétat dans la partie terminale du faisceau (DIEPEN, ENGELHARDT et SMITH AGREDA, 1954; DIEPEN et CHRIST, 1958).

Certaines observations, actuellement faciles à expliquer, concernant l'ontogenèse des sécrétions (SCHARRER et SCHARRER, 1954; HILD, 1951; AZZALI, 1952; WINGSTRAND, 1953; FRIDBERG et SAMUELSON, 1959), semblent soutenir cette hypothèse.

Une partie de notre travail concernera cette question du lieu de formation des neurosécrétions.

*b) **Le processus de formation de la neurosécrétion*** était difficilement accessible aux techniques cytologiques classiques. Il suffit de rappeler que la taille des granules élémentaires à mettre en évidence se trouvait en dessous du pouvoir de résolution du microscope optique, et qu'en fait les phases les plus importantes de l'individualisation de la neurosécrétion se font à l'échelle des ultrastructures.

Il faut cependant signaler plusieurs travaux concernant cette question.

SCHARRER, PALAY et NILGES (1945) pensaient que chez divers Vertébrés inférieurs, le corps de Nissl pouvait se transformer en neurosécrétat. A l'appui de cette interprétation, ils montrent qu'il y a une relation inverse entre le développement du corps de Nissl et l'abondance de la neurosécrétion.

Un processus tout à fait analogue a été décrit par BARGMANN (1949) chez différents Mammifères et par HILD (1950) chez la Tanche.

Le développement de l'appareil de Golgi n'a que rarement retenu l'attention des auteurs. Chez le Cobaye et le Chat, ROMIEU et STAHL (1952), et ROMIEU, STAHL et COTTE (1953) mentionnent un appareil de Golgi développé dans les cellules du noyau préoptique et paraventriculaire. ITO et OISHI (1950) trouvent un Golgi très apparent dans les neurones du noyau préoptique de *Bufo vulgaris*. STUTINSKY (1953) exprime l'idée que l'appareil de Golgi intervient dans la formation du neurosécrétat. SCHARRER et SCHARRER (1954) n'ont décelé aucune relation entre l'appareil de Golgi et la neurosécrétion.

Seuls, ITO et OISHI (1950) avaient envisagé une transformation des mitochondries en granules de neurosécrétion. Cette hypothèse est également discutée par ROMIEU, STAHL et COTTE (1953).

La participation directe du noyau à la formation de la neurosécrétion, envisagée par PALAY (1943), HILD (1950) pour les neurones du noyau latéral du tuber, avait été décrite dans le noyau préoptique de la Carpe (ORTMANN, 1956, 1958). Chez la Tanche, la formation intranucléaire de sécrétion (HILD, 1950) se produirait dans les neurones de la partie magnocellulaire dépourvus de neurosécrétions cytoplasmiques. Des boules de colloïde d'affinités tinctoriales très variables se formeraient à l'intérieur du noyau. Des formations de même nature se trouvent entre les neurones et pourraient être émises dans le 3e ventricule (artéfacts de fixation). STUTINSKY (1953) note que chez l'Anguille, il y aurait une variation de l'image

nucléaire en rapport avec le processus sécrétoire. Des observations de même ordre ont été faites par Stahl et Seite (1955) dans le noyau préoptique de différents Téléostéens.

*c) **Le transport du neurosécrétat*** avait fait l'objet de nombreuses observations histologiques. L'image obtenue par les différentes méthodes de coloration était d'une interprétation difficile. Il s'agissait notamment de déterminer si la substance Gomori-positive migrait dans les axones ou à leur surface. Différentes opinions ont été émises sur ce problème posé dès 1950 par Hild. La migration le long de l'axone servant de « fil conducteur » avait été décrite par Mazzi (1952). D'autres interprétations avaient également été avancées : par exemple celle de l'imprégnation de l'axone par la neurosécrétion (Hanström, 1952, 1954, 1955). La neurosécrétion circulerait sous forme de substance Gomori-négative dans l'axoplasme et ne deviendrait Gomori-positive qu'au contact de l'axolemme.

La plupart des auteurs sont pour l'hypothèse, actuellement vérifiée, d'une migration intra-axonale du neurosécrétat d'abord présentée par Bargmann (1949, 1950, 1953) et Stutinsky (1953).

La libération de celui-ci dans la lumière des capillaires avait été décrite, Hanström (1952), Rothballer (1953), Scharrer et Frandson (1954), mais les recherches récentes ont montré qu'il devait s'agir d'artéfacts de la technique histologique.

Sur de nombreux points de la cytologie des éléments neurosécréteurs, les opinions émises ou les hypothèses formulées divergent considérablement.

Toutes les possibilités techniques des méthodes classiques : histologiques, histochimiques, cytochimiques avaient été utilisées sans que l'on ait pu donner une image cytologique cohérente du processus neurosécrétoire.

En ce qui concerne la formation du neurosécrétat dans les neurones, les trois hypothèses les plus fréquemment formulées restaient en présence : formation à partir du noyau, du corps de Nissl ou de l'appareil de Golgi.

Les processus d'excrétion ou de libération échappaient complètement à l'observation. Les aspects histologiques, très soigneusement décrits, des fibres crinophores et de leur contenu représentaient, en fait, une image considérablement altérée des structures.

L'observation au microscope électronique permet de préciser le processus de sécrétion, d'analyser la structure fine des neurones et, d'une façon plus générale, d'établir quelles sont les liaisons des systèmes neuroglandulaires avec le système nerveux et avec l'adénohypophyse.

Nous nous proposons d'examiner les trois régions intéressantes du système préoptico-hypophysaire : le noyau préoptique et ses relations avec le système nerveux central, la partie infundibulaire avec les relations entre neurites et vascularisation, l'hypophyse nerveuse et ses relations avec l'hypophyse glandulaire. Ce faisant, nous aborderons successivement la cytologie des trois principales étapes du phénomène neurosécrétoire :

— production
— transport
— excrétion

} des neurosécrétions.

Nous avons donné la préférence à une présentation suivant les subdivisions anatomiques, en vue de faciliter la discussion générale et l'étude comparative des formations neurohypophysaires.

## *III. — ULTRASTRUCTURE DE LA NEUROSÉCRÉTION ET DU SYSTÈME PRÉOPTICO-HYPOPHYSAIRE*

### *1° Travaux antérieurs.*

***Structure fine de la neurosécrétion.*** — La mise en œuvre de la microscopie électronique dans l'étude de la morphologie du système préoptico-hypophysaire a d'emblée apporté des résultats importants. Une meilleure connaissance de la structure fine influe d'une façon notable sur la conception d'ensemble du mode de fonctionnement du système préoptico-hypophysaire.

L'observation au microscope électronique est d'abord limitée à la partie distale du système : la neurohypophyse. Ce n'est que tout à fait récemment (Palay, 1960 *a, b;* Follenius et Porte, 1962) que la partie préoptique vient d'être explorée. Aucune étude de l'ensemble du système n'a encore été faite.

Il apparaît dès les premiers travaux (Palay, 1955, 1957; Green et Van Breemen, 1955; Duncan, 1956 et Fujita, 1957) que la neurosécrétion présente une structure submicroscopique typique.

Palay (1955) décrit une composante granulaire et une composante vésiculaire dans les terminaisons nerveuses de la neurohypophyse du Rat. Les granulations osmiophiles ont un diamètre d'environ 1 000 Å. Ce sont elles qui correspondent au matériel Gomori positif. Les vésicules claires plus fines (300 Å) sont localisées contre la membrane adjacente aux capillaires. Chez les animaux déshydratés, les granules denses font défaut. A leur place, on trouve des vésicules vides de taille très variable. Les granules ne se trouvent jamais dans les espaces interstitiels. Palay ne fait pas mention de la présence de neurosécrétions dans les pituicytes.

Les observations de Green et Van Breemen (1955) sur la neurohypophyse de divers Mammifères (rat, chat) et chez l'Opossum sont moins précises.

Ils distinguent de nombreux grains osmiophiles dont ils ne précisent pas la localisation exacte dans les axones ou dans le cytoplasme des cellules gliales. Fujita (1957) étudie la neurohypophyse du Chien dont les axones crinophores renferment des granulations osmiophiles d'un diamètre de 1 000 à 3 000 Å.

La structure fine des granulations est spécialement étudiée par Bargmann et Knoop (1957) chez le Chien et le Chat. Chaque grain de neurosécrétion est formé d'un corps central très osmiophile, qui peut présenter un aspect lamellaire. Il est entouré d'une fine membrane, séparée du corps central par un espace clair.

La structure granulaire ainsi définie est retrouvée dans les axones crinophores de tous les Vertébrés étudiés : Mammifères : Hartmann (1958), Kurosumi et coll. (1961); Oiseaux : Duncan (1955-1956); Reptiles : Bargmann, Knoop et Thiel (1957); Amphibiens : Gerschenfeld, Tramezzani, de Robertis (1960); Poissons : Legait et Legait (1958 *a, b*), Bargmann et Knoop (1960).

L'étude de la taille des grains (voir tableau II) chez les différentes espèces reste sommaire. Leur comportement au cours du transport dans les fibres préoptiques est envisagé pour la première fois dans le travail de Gerschenfeld, Tramezzani et de Robertis (1960). D'après ces auteurs, il y aurait chez *Bufo arenarum* un très net accroissement de la taille des granules au cours du transport depuis la partie infundibulaire jusqu'à la neurohypophyse.

L'identification de la composante vésiculaire, que l'on trouve surtout dans la partie terminale des axones, mais également de place en place dans l'axoplasme, a soulevé quelques discussions. Palay (1955) en donne simplement la description.

Green et Van Breemen (1955) considèrent que les fines vésicules font partie de la neurosécrétion. Ces vésicules sont désignées sous le nom de vésicules « synaptiques » par Palay (1957), Bargmann, Knoop (1957), Bargmann, Knoop et Thiel (1957), Hartmann (1958). La distinction entre granules de neurosécrétion et vésicules synaptiques est établie d'une façon nette par Gerschenfeld, Tramezzani et de Robertis (1960).

### 2° *Topographie et cytologie classique du noyau préoptique de la Perche.*

Les indications de la cytologie classique sont trop connues pour que nous nous y attardions; mais nous devons les prendre comme point de départ.

Chez la Perche, le noyau préoptique est remarquablement développé. Il est situé de part et d'autre du récessus préoptique. La forme générale du noyau est un triangle rectangle dont la pointe est située au-dessus du récessus préoptique (fig. 1). Les neurones augmentent régulièrement de taille du bas vers le haut. La pointe postérieure du triangle est souvent prolongée par une rangée de neurones de forte taille. La division en une pars parvocellularis et une pars magnocellularis n'est pas très évidente.

*Les principaux caractères cytologiques,* en partie connus depuis Scharrer (1932), peuvent se résumer ainsi :

— Le cytoplasme contient de très fines granulations, qui présentent l'affinité caractéristique pour l'aldéhyde fuchsine ou le bleu alcian après oxydation permanganique. Elles se trouvent surtout dans la région périnucléaire. La partie périphérique de la cellule est occupée par un corps de Nissl très développé. A certains stades d'activité, de grandes vacuoles intracytoplasmiques se forment. Elles peuvent occuper une partie importante du neurone.

— Le noyau présente une forme très irrégulière. De profondes encoches le subdivisent en un certain nombre de lobes.

### 3° *Etude descriptive de l'ultrastructure.*

Le cytoplasme des neurones de la partie magnocellulaire présente une organisation assez nettement définie. On peut distinguer une zone périphérique caractérisée par la présence de formations ergastoplasmiques très développées, et une zone centrale à réticulum endoplasmique abondant. Les structures golgiennes et les mitochondries se trouvent de préférence dans cette zone juxtanucléaire.

Les formations ergastoplasmiques (pl. I) se présentent sous la forme de tubules et de sacs allongés, disposés plus ou moins parallèlement. Les citernes sont très nettement distendues par l'accumulation d'un produit de sécrétion peu osmiophile. On sait, depuis Palay et Palade (1955), Palay (1956 *a*), que ces formations correspondent au corps de Nissl décrit en histologie.

Le développement de l'ergastoplasme est variable dans les différentes cellules. Très souvent, il est plus abondant au pôle cellulaire situé à

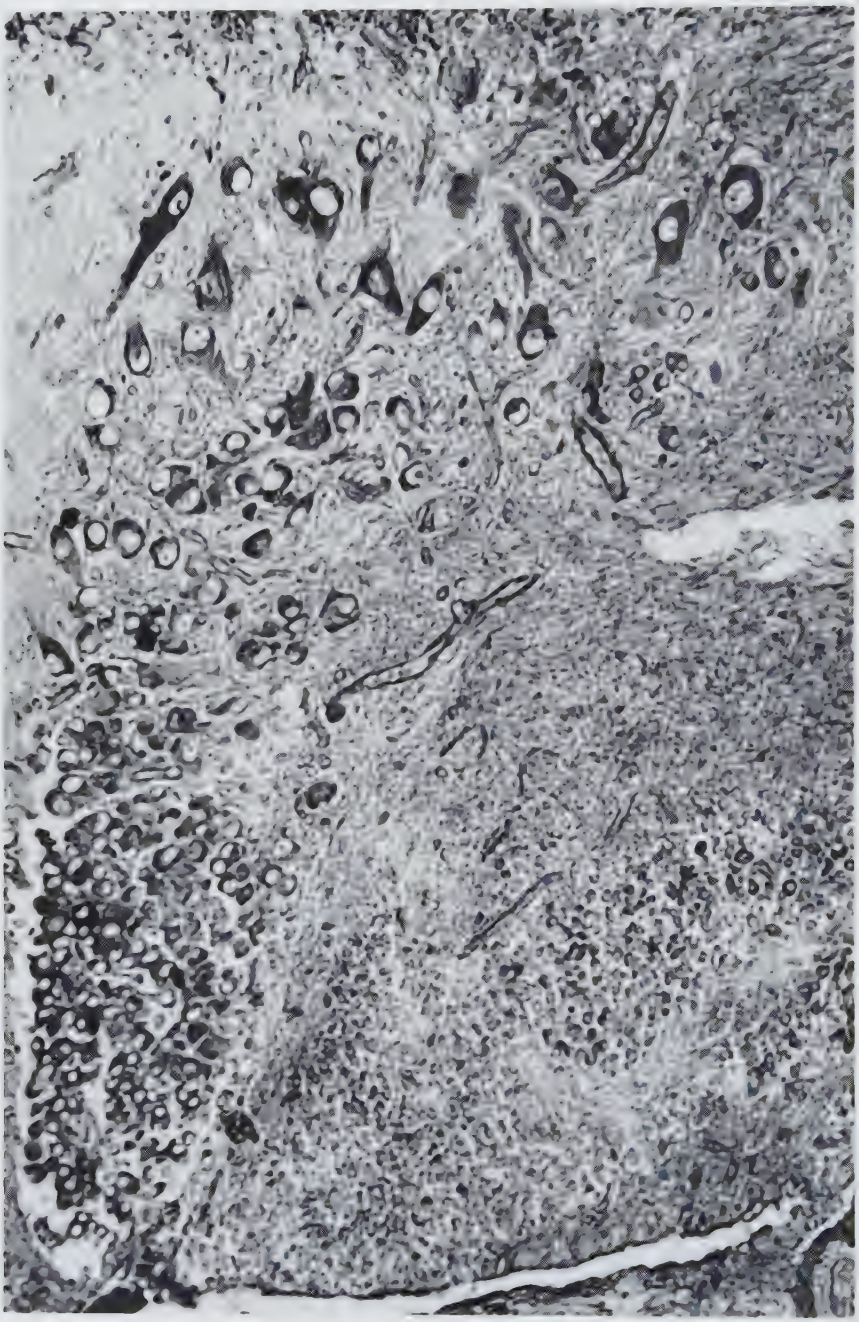


FIG. 1. — Coupe parasagittale dans le noyau préoptique de la Perche. Partie magnocellulaire en haut et partie parvocellulaire en bas.

l'opposé du départ de l'axone (fig. 2). Son aspect varie dans les différents secteurs de la cellule; à côté d'arrangements parallèles de citernes, on trouve des secteurs cytoplasmiques avec des profils de forme très irrégulière (pl. II, *a* et *b*). Ces profils représentent des sections à travers des vésicules plus ou moins aplaties, interconnectées entre elles.

Chez *Carassius auratus*, par contre, PALAY (1960) ne décrit que des citernes de moindre importance. Les documents actuellement disponibles ne permettent pas de trancher la question et de dire dans quelle mesure les différentes espèces présentent des images cytologiques différentes; à notre avis, l'aspect cytologique reflète avant tout l'état physiologique de la cellule.

La transition entre la zone externe et la zone interne du cytoplasme est progressive : les sacs ergastoplasmiques diminuent de volume. La forme tubulaire et vésiculaire prédomine. Les formations vésiculaires lisses, de taille extrêmement variable, appartenant au réticulum endoplasmique, sont très abondantes (pl. III). Le cytoplasme de la zone centrale renferme de très nombreux ribosomes libres qui lui confèrent une certaine densité. Les mitochondries allongées sont assez abondantes dans cette partie de la cellule.

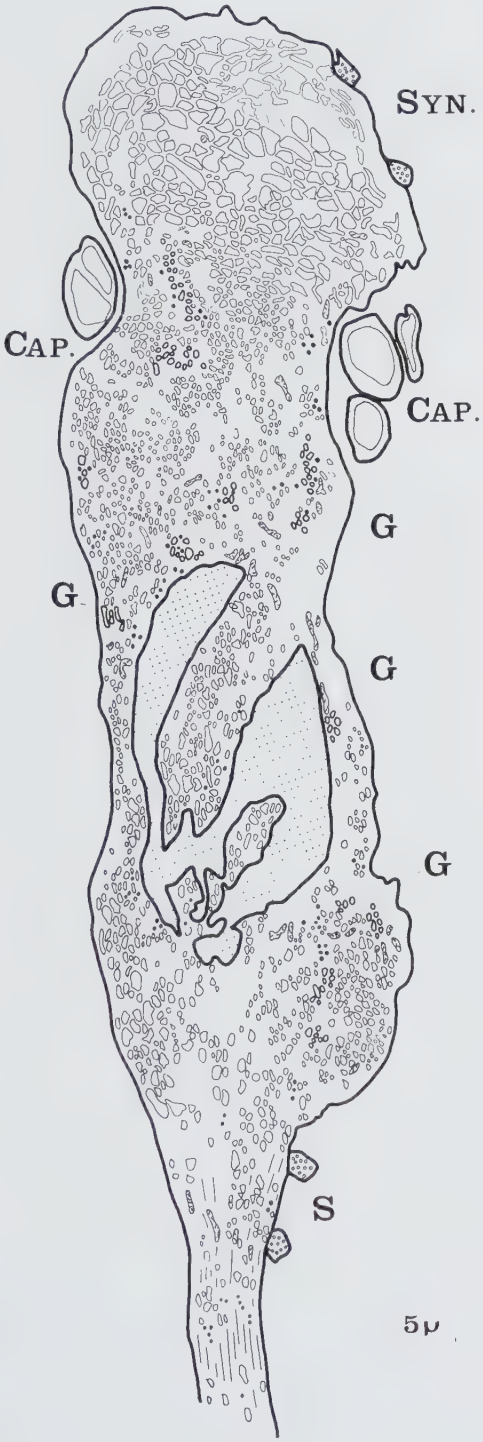



FIG. 2.

FIG. 2. — Schéma général d'un neurone du noyau préoptique. Reconstitution d'après des clichés d'électronique. Présence de 4 synapses. Rapports avec les capillaires.

L'appareil de Golgi se présente sous une forme un peu particulière dans ces neurones. On distingue, en effet, dans la zone centrale et parfois par traînées dans la zone périphérique, des amas de vésicules golgiennes (pl. IV et V). Chaque amas, formé par une association de vacuoles, de citernes aplaties et de fines vésicules, forme un complexe golgien typique. Certains clichés montrent que ces amas ne sont pas autonomes. Ils sont reliés entre eux par une série de très fines vésicules. L'ensemble constitue un réseau qui est surtout développé dans la région périnucléaire. Chaque amas est entouré par des granules élémentaires de neurosécrétion de taille variable. Les grains les moins denses et les plus fins se trouvent à proximité immédiate des amas golgiens (pl. IV).

Les grains de dimension normale, situés à une certaine distance des formations golgiennes, se présentent déjà sous leur aspect typique. Ils sont constitués d'un corps central osmiophile séparé de la membrane limitante par un très fin liséré clair (pl. IV). L'image d'ensemble suggère que les formations golgiennes jouent un rôle dans l'individualisation des grains élémentaires de neurosécrétion.

En plus des grains de neurosécrétion typiques, on peut encore déceler des corps osmiophiles de plus grand diamètre (pl. IV).

Leur taille et leur osmiophilie sont extrêmement variables. Les masses les plus volumineuses peuvent atteindre un diamètre de 0,6 μ. Elles sont limitées par une très fine membrane, peu osmiophile, directement appliquée au contenu. Il faut cependant remarquer que si cette membrane est très nette autour des masses très osmiophiles, elle est souvent interrompue ou peu évidente autour des corps peu osmiophiles.

La texture de leur contenu est assez régulière. Il s'agit d'un matériel à structure peu apparente, finement fibrillaire ou granulaire (pl. IV), ne contenant pas de vésicules analogues à celles décrites par Palay (1960) chez *Carassius*.

La question de leur origine et de leur signification a été posée par Palay (1960). Il admet qu'elles résulteraient de la transformation de corps multivésiculaires par un processus de densification progressive.

Dans un premier temps, nous avons essayé de déterminer quelle était la spécificité de ces formations. L'examen des cellules neurosécrétrices du N. L. T. a permis de les retrouver sous le même aspect (pl. XIII). A titre de comparaison, nous avons également étudié la structure de quelques neurones de grande taille du noyau « en bouquet » du mésencéphale de la Perche (Scharrer, 1937) (pl. V). Le cytoplasme de ces neurones ne contient pas de granules élémentaires de neurosécrétion, mais les corps osmiophiles typiques sont présents en assez grand nombre.

D'après cette étude comparative, il apparaît que ces formations ne sont pas spécifiques des neurones neurosécréteurs. Cette conclusion peut être soutenue par une autre observation. On constate, en effet, que ces corps ne quittent jamais le neurone. Dans aucune de nos nombreuses coupes à travers la partie postérieure de la neurohypo-

physe, nous n'avons pu déceler la présence de tels corps dans les axones.

Quant aux modalités de leur formation, nos observations ne concordent pas avec celles de Palay (1960). Les corps multivésiculaires, peu nombreux, ne semblent pas être à l'origine de ces corps osmiophiles.

D'après nos images, les corps osmiophiles se forment à partir de vésicules faiblement osmiophiles dont la structure ne correspond pas à celle des corps multivésiculaires. Il semble que leur évolution soit caractérisée par une densification progressive de leur contenu. L'osmiophilie de l'ensemble du matériel augmente. Nous n'avons pas observé les images de densification partielle décrites par Palay. La taille de ces corps ne semble pas être en rapport avec leur osmiophilie, et leur évolution ne s'accompagne probablement d'aucun apport de matériel. Une étude ultérieure devra préciser dans quelles conditions physiologiques et selon quelles modalités se fait leur résorption.

D'après nos images, un processus de densification progressive des formations claires pourrait intervenir. Il aboutirait aux structures ovoïdes denses que l'on observe assez fréquemment.

On peut se demander quel est leur rôle dans les neurones neurosécréteurs. S'agit-il d'une forme particulière de stockage de matériel protéique dans des éléments du réticulum endoplasmique ? La nature de ce matériel pourrait être assez voisine de celui des neurosécrétions; ses affinités tinctoriales sont, en effet, identiques. Des études ultérieures devront préciser dans quelle mesure ce matériel est repris pour la formation des grains de neurosécrétion typiques.

D'après une autre hypothèse, on pourrait admettre que ces corps suivent un cycle tout à fait indépendant de celui des neurosécrétions et qu'il s'agisse là d'une élaboration différente qui resterait à caractériser.

D'autres hypothèses peuvent être avancées, la grande richesse de ces neurones en phosphatases acides (Eranko, 1951; Sloper, 1955; Kobayashi et coll., 1960) suggère une autre interprétation. Il serait, en effet, intéressant de faire une comparaison avec certaines formations du type lysosome que l'on trouve très fréquemment dans les cellules hépatiques.

Le noyau de forme très irrégulière présente un nucléoplasme homogène avec un ou deux nucléoles. Des invaginations de cytoplasme très importantes divisent le noyau en plusieurs lobes. Elles contiennent tous les organites rencontrés dans la zone juxtanucléaire (pl. III). Sous certaines incidences de coupe, des îlots de cytoplasme peuvent paraître complètement isolés. Ils ne constituent pas pour autant des inclusions nucléaires vraies; leur constitution, leur séparation du noyau par une double membrane nette indiquent clairement qu'il s'agit de masses cytoplasmiques plus ou moins invaginées.

Précisons que d'après nos images, ces territoires cytoplasmiques invaginés ne jouent aucun rôle privilégié dans la production des grains élémentaires de neurosécrétion.

### *4° Corrélation entre structure et fonction.*

Avant d'aborder l'interprétation fonctionnelle des images observées au microscope électronique, il est bon de donner un bref rappel de l'histochimie et de la biochimie des neurosécrétions. La constitution essentiellement protéique des neurosécrétions justifie la comparaison de la cytologie des cellules neuroglandulaires avec celle d'autres cellules glandulaires productrices de protéines.

*a) Rappel de l'histochimie et de la biochimie des neurosécrétions du N. P. O.* — D'après les travaux de biochimie récents, le neurosécrétat est constitué d'une protéine (*neurophysine* de Acher, 1958) à laquelle seraient associés les deux peptides actifs : *vasopressine* et *ocytocine* (Acher, 1958). Les méthodes histochimiques employées par Schiebler (1952) en vue de caractériser la nature chimique de la substance gomori-positive, avaient abouti à des conclusions peu précises. Celle-ci serait formée par un complexe glyco-lipoprotéique. Hild et Zetler (1953) réussissent la séparation des protéines responsables de la coloration Gomori-positive et des principes hormonaux actifs. Ce résultat est confirmé par Acher (1958) qui réalise la séparation soit par dialyse, soit par distribution à contre-courant. La *neurophysine* est bien Gomori-positive, alors que l'*ocytocine* et la *vasopressine* ne donnent pas cette coloration. D'autres caractéristiques histochimiques sont données par Gabe (1960).

La protéine support ou neurophysine présente la particularité d'être riche en cystine (Sloper, 1954; Adams et Sloper, 1956), propriété qui permet sa mise en évidence par des réactions histochimiques présentant une certaine spécificité pour les liaisons S-S (réaction de Barnett et Seligmann; coloration au bleu alcian après oxydation performique). La richesse en groupements S-S et S-H de la neurosécrétion est également signalée par Lasansky et Sabatini (1957).

*b) Fonction des structures cellulaires.* — 1° **L'ergastoplasme.** — L'interprétation fonctionnelle des images observées est fonction des connaissances actuelles concernant la traduction morphologique des processus d'élaboration de protéines. Les données fondamentales ont été acquises par l'étude de cellules glandulaires productrices de protéines. Les images présentées par les deux principales structures cytoplasmiques : l'ergastoplasme et l'appareil de Golgi, qui peuvent intervenir dans la genèse de la neurosécrétion, sont considérées en tenant compte des travaux de cytologie ultrastructurale de Palade (1955 *a, b*), Palade et Siekewitz (1956), Bernhard et coll. (1954), Haguenau et Bernhard (1955), Bernhard et Rouiller (1956), Dalton et Félix (1953-1956), Haguenau (1958), Palay (1958 *a*). Ces auteurs ont identifié les différents organites cellulaires en microscopie électronique et en ont donné une description précise.

Etant donné que le processus de synthèse lui-même n'apparaît pas forcément au niveau des ultrastructures, toute étude morphologique concernera surtout les stades tardifs de l'élaboration, qui se traduisent par la formation des grains de sécrétion. Il en résulte que certaines structures cellulaires non directement associées à l'individualisation des grains peuvent jouer un rôle dans la synthèse des protéines. Cela concerne surtout l'ergastoplasme dont les variations d'aspect et de quantité parlent en faveur d'une participation possible à la synthèse de la neurosécrétion. L'exemple de la synthèse des protéines dans le pancréas exocrine (Palade et Siekevitz, 1956; Palay, 1958; Siekevitz et Palade, 1960) au niveau du système membrane - grains de Palade suggère une telle interprétation. Kurosumi (1961) considère que l'ergastoplasme élabore les protéines ou les glycoprotéines dans de nombreuses cellules glandulaires.

Les recherches récentes de Caro (1961), Caro et Palade (1961) montrent que les acides aminés tritiés sont intégrés dans les formations ergastoplasmiques du pancréas exocrine 4 à 6 minutes après l'injection du marquant. Après 20 minutes, ils trouvent une très forte concentration de matériel marqué au niveau de l'appareil de Golgi, alors que 4 heures plus tard ce sont surtout les granules de zymogène qui sont marqués.

Ces résultats confirment l'intervention de l'ergastoplasme et de l'appareil de Golgi dans les processus de sécrétion et de stockage des produits glandulaires.

La fonction sécrétoire de l'ergastoplasme devient très évidente dans le cas d'un stockage pathologique des produits élaborés. Dans le plasmocyte (Porte, 1960), il se produit une dilatation considérable des citernes ergastoplasmiques distendues par les glycoprotéines accumulées. Dans ces cellules hypertrophiées, le complexe golgien reste normal.

Les produits accumulés dans les citernes passeraient vers le complexe de Golgi où l'individualisation des grains de sécrétion se ferait grâce à une condensation du matériel protéique. Le mécanisme du transfert d'un système à l'autre reste hypothétique. On peut envisager un passage à l'intérieur du système du réticulum endoplasmique qui comprend, d'après Palade (1955 *a*, *b*) et Palay (1958 *a*), les formations ergastoplasmiques, les vésicules lisses et l'appareil de Golgi. Dans certains cas d'accumulation pathologique des protéines dans les sacs ergastoplasmiques, un tel passage dans les formations golgiennes n'a cependant pas été mis en évidence (Fruhling, Porte et Kempf, 1960). Un transport par petites vésicules, se détachant des citernes ergastoplasmiques pour aller dans la zone golgienne n'est pas à exclure. La richesse de certaines cellules hypophysaires en ergastoplasme et en fines vésicules lisses au moment de l'individualisation des grains de sécrétion est, en effet, assez suggestive.

Scharrer, Palay et Nilges (1945), Bargmann et coll. (1950) avaient pensé que le corps de Nissl pouvait se transformer directement en

neurosécrétion. Leur interprétation était fondée sur une analyse des relations quantitatives de deux structures dans différents neurones. Dans les neurones à corps de Nissl développé, la neurosécrétion est peu abondante et inversement. Cette observation est confirmée par la microscopie électronique. La figure 6 montre cependant qu'aucune transformation directe de l'ergastoplasme en neurosécrétion n'a lieu. Aucun granule élémentaire n'a été observé dans les cavités ergastoplasmiques.

Les rapports quantitatifs inverses qui existent entre l'ergastoplasme et les grains reflètent différentes étapes du cycle sécrétoire de la cellule. Nous avons également pu les observer dans d'autres cellules à élaborations granulaires telles que les cellules acidophiles de l'hypophyse. Dans ces cellules, la quantité d'ergastoplasme diminue lorsque le nombre de grains de sécrétion augmente. C'est là un argument supplémentaire en faveur d'une participation de l'ergastoplasme au processus de sécrétion.

Il reste cependant à préciser dans quelle mesure le corps de Nissl participe à l'élaboration des protéines spécifiques de la neurosécrétion. Dans les neurones ordinaires, il serait responsable de la sécrétion des protéines du neuroplasme (Palay et Palade, 1955). Les phénomènes de chromatolyse consécutifs à la section des axones (Bodian et Mellors, 1945) permettent de le penser. De nombreux auteurs avaient signalé un aspect particulier du corps de Nissl dans les neurones neurosécréteurs. Une certaine similitude avec les figures de chromatolyse ne leur avait pas échappé.

On peut conclure de ces observations histologiques et micro-électroniques que la synthèse des protéines est très active dans ces neurones. Une partie non négligeable de l'accroissement des synthèses du corps de Nissl pourrait être en rapport avec l'intensité élevée du courant axoplasmique transportant des grains élémentaires vers la partie distale de l'axone. Ce n'est là qu'une hypothèse, car les mesures exactes font encore défaut.

2° **L'appareil de Golgi.** — Nos images d'électronique (pl. III, IV, V *c*) montrent que la ségrégation des grains élémentaires de neurosécrétion se produit au voisinage immédiat et en relation avec l'appareil de Golgi. Celui-ci présente les trois composantes classiques : vacuoles, citernes et vésicules (Dalton et Félix, 1953; Dalton, 1961). Morphologiquement, on décèle un bourgeonnement de petites vésicules à partir des vacuoles et des saccules golgiens. Ces vésicules se densifient progressivement (pl. IV, V *c*). Pendant le processus de densification, elles augmentent de taille et elles s'éloignent de l'amas golgien proprement dit. D'après Palay (1960 *b*), les sections de faible diamètre, rencontrées au voisinage immédiat de l'appareil de Golgi, représenteraient des sections non équatoriales de grains. Cette opinion nous paraît difficile à admettre. Dans un amas de grains assez important, groupés autour du Golgi, la proportion de sections paramédianes de grains devrait être identique, quelle que soit la distance du secteur considéré par rapport à l'appareil de Golgi. On constate, au contraire, qu'à proximité immé-

diate des vacuoles golgiennes, la proportion des grains de faible diamètre est plus importante que dans les secteurs plus éloignés. On est conduit à admettre que les grains de neurosécrétion subissent un accroissement au cours de leur différenciation.

Récemment, Caro (1961), Palade et Caro (1961) ont pu montrer, à l'aide de l'autoradiographie submicroscopique, que certains acides aminés étaient intégrés dans les granules de sécrétion par l'intermédiaire de l'appareil de Golgi. Malgré ce travail, qui est d'un grand intérêt pour la compréhension de la fonction de l'appareil de Golgi, nous manquons actuellement de données fonctionnelles précises concernant le rôle de l'appareil de Golgi dans la physiologie cellulaire. La cytophysiologie golgienne est moins connue que celle de structures ergastoplasmiques dont le rôle a pu être plus directement déterminé grâce à l'isolement de fractions cellulaires par ultracentrifugation. Les observations submicroscopiques apportent surtout des renseignements concernant son développement et la forme sous laquelle se fait le dépôt des substances élaborées.

L'appareil de Golgi a déjà été étudié dans de nombreuses glandes à sécrétions protéiques ou glycoprotéiques, où il semble jouer un rôle dans l'individualisation de certaines sécrétions (Palay, 1958, et Kurosumi, 1961).

L'étude cytologique au microscope électronique des neurones du noyau préoptique apporte un nouvel argument, à notre avis déterminant, en faveur de l'origine exclusivement nucléoproximale de la neurosécrétion. Cette conclusion est sérieusement étayée par l'étude du comportement des granules élémentaires au cours de leur transport intra-axonal (voir chapitre III). L'hypothèse émise par Scharrer, Palay, Bargmann d'une origine proximale du neurosécrétat, déjà très fortement soutenue par les travaux de cytologie classique et par les travaux expérimentaux (hypophysectomie : Stutinsky, 1951; destruction des noyaux : Scharrer, 1934), trouve maintenant une base cytologique à l'échelle des ultrastructures. Les résultats apportés en cytologie fine par différents auteurs (Barry, 1957; Palay, 1960 *a*, *b*; Follenius et Porte, 1962, Murakami, 1961-1962) concordent quant aux modalités de formation des neurosécrétions.

### *5° Cytologie comparée des différents systèmes neurosécréteurs.*

Chez les Vertébrés, différentes parties du système nerveux sont susceptibles de produire des neurosécrétions. A côté d'organes très spécialisés comme la médullo-surrénale et le glomus carotidien qui ont perdu leur structure et leurs fonctions nerveuses, on connaît, notamment chez les Poissons, des cellules de la moelle épinière qui élaborent une sécrétion granulaire. Ce sont les cellules de Dahlgreen (1914) dont le rôle

est encore mal connu. Enami et Imai (1958), Sano et Knoop (1959) ont étudié plus spécialement la partie terminale. Ils décrivent deux types de neurosécrétions (0,10 μ et 0,25 μ) dans des axones différents. D'après Sano et Knoop (1959), les grains élémentaires ont une taille tout à fait comparable à celle des grains élémentaires des neurones diencéphaliques. Les grains seraient d'origine golgienne.

Bern, Nishioka et Hagadorn (1961) et Bern (1962) ont pu montrer que chez différents Invertébrés, le processus de neurosécrétion est tout à fait comparable.

Dans les cellules nerveuses du ganglion supraœsophagien de la sangsue Theromyzon rude et dans la pars intercerebralis de *Periplaneta americana,* les granules de neurosécrétion s'individualisent au voisinage ou dans les vésicules golgiennes.

Scharrer et Brown (1961) publient de très belles images d'un dépôt de matériel osmiophile à l'intérieur des dictyosomes des cellules neurosécrétrices du cerveau de *Lumbricus terrestris.*

Ces études de cytologie ultrastructurale de systèmes neurosécréteurs, chez des animaux très éloignés du point de vue systématique, font apparaître une très grande analogie quant au processus de neurosécrétion lui-même.

Les cellules nerveuses neurosécrétrices présentent l'aspect de cellules glandulaires typiques. Leur différenciation glandulaire semble être phylogénétiquement très ancienne. Du point de vue biologique, on conçoit que de tels systèmes représentent un chaînon important dans le contrôle nerveux des activités endocrines.

### 6° *Physiologie du système préoptico-hypophysaire.*

Dans le cas du système préoptico-hypophysaire des Mammifères, l'activité physiologique des produits élaborés est connue. On a pu montrer que les principes antidiurétiques, vasopressiques et ocytociques de la posthypophyse étaient d'origine hypothalamique (Melville et Hare, 1945; Hild et Zetler, 1953). Bargmann propose même le terme d'hormones hypothalamiques.

Chez les Poissons, l'intervention du système préoptico-hypophysaire dans l'osmorégulation a pu être mise en évidence chez plusieurs espèces (Fontaine et Raffy, 1950; Arvy, Fontaine et Gabe, 1954; Arvy et Gabe, 1954; Tuurala O., 1957; Fridberg et Olsson, 1959).

L'immersion d'Epinoches (Fridberg et Olsson, 1959) dans de l'eau de mer provoque une diminution passagère du contenu de la neurohypophyse en neurosécrétions. La neurohypophyse reprend son aspect normal après 48 heures, alors que le noyau préoptique est apparemment dépourvu de substance neurosécrétée. Cette déplétion apparente des neurones du noyau préoptique traduirait un hyperfonctionnement de ceux-ci.

Nous pouvons retenir de ces expériences que le système préoptico-hypophysaire réagit à un déséquilibre osmotique, mais que très rapidement il atteint un nouvel équilibre caractérisé par un important stockage de neurosécrétat au niveau de la neurohypophyse.

Ce résultat est assez inattendu. Dans un milieu hypertonique, la demande de substance antidiurétique devrait augmenter et, corrélativement, on s'attendrait à une diminution de la quantité de neurosécrétion au niveau de la neurohypophyse.

Le transfert de Poissons marins dans une solution de concentration saline moins élevée (Arvy, Fontaine et Gabe, 1954; Rasquin et Stoll, 1955; Tuurala, 1957) provoquerait une accumulation de neurosécrétat dans la neurohypophyse. Ce résultat n'a pas pu être confirmé par Fridberg et Olsson (1959).

Il subsiste donc une certaine incertitude quant au rôle physiologique exact de la neurosécrétion chez les Poissons.

L'analyse des activités de neurosécrétat isolé des Poissons vient d'être faite par Pickering et Heller (1959). Ils mettent en évidence des activités analogues à celles de préparations provenant de la neurohypophyse d'autres Vertébrés.

Nos observations micro-anatomiques, montrant les relations étroites qui existent entre les terminaisons crinophores et certaines cellules du lobe intermédiaire, semblent indiquer que le système préoptico-hypophysaire pourrait également intervenir dans le contrôle des activités glandulaires du lobe intermédiaire. Chez les Sélaciens (Mellinger, 1962), l'interruption du faisceau préoptico-hypophysaire aboutit à une mélanisation permanente des Roussettes. Ce résultat pourrait s'expliquer par la suppression d'une inhibition d'origine nerveuse.

## *IV. — RELATIONS ENTRE NOYAU PRÉOPTIQUE ET SYSTÈME NERVEUX*

Toute régulation par l'intermédiaire du système préoptico-hypophysaire suppose une adaptation de la production et de l'excrétion du neurosécrétat en fonction des besoins. Chez certains Oiseaux (Benoit et Assenmacher, 1953; Assenmacher, 1958; Benoit, 1962), des stimuli lumineux agissent sur l'activité neurosécrétoire des cellules du noyau préoptique et paraventriculaire. L'effet stimulant d'une augmentation de la quantité de lumière sur le comportement reproducteur de l'Epinoche (Van den Eeckhoud, 1947; Bargmann, 1960) permet de penser qu'un mécanisme analogue pourrait intervenir chez certains Poissons. Scrimshaw (1944) obtient une réduction sensible de la durée de la pseudo-gestation chez *Lebistes reticulatus* par illumination continue.

La voie par laquelle cette intégration des stimuli se fait est encore discutée (Knoche, 1960). Récemment, Blümcke (1961) vient de confirmer les conclusions de Knoche concernant l'existence d'une liaison

rétino-hypothalamique directe. Elle aboutirait dans les noyaux supra-optiques et paraventriculaires. Les recherches anatomiques sur ce point sont encore assez fragmentaires ou absentes en ce qui concerne les Poissons. Dans les descriptions d'après coloration au mélange de Gomori, ce problème est rarement abordé.

### *1° Synapses axosomatiques.*

L'examen des neurones du noyau préoptique nous a permis de mettre en évidence plusieurs jonctions axosomatiques. D'après nos observations, leur répartition sur le corps du neurone est quelconque (fig. 2). Dans un seul cas (pl. VI), plusieurs synapses se trouvent rangées côte à côte sur un prolongement dendritique.

Il est assez difficile de se faire une idée de leur nombre par cellule. Sur une seule coupe ultrafine (350 Å) (fig. 2) se trouvaient 4 synapses.

Au microscope électronique, les jonctions axosomatiques présentent une morphologie synaptique typique. L'agencement des liaisons synaptiques, leur cytologie sont connus grâce aux travaux de Palade et Palay (1954), de Robertis et Bennett (1954, 1955), Palay (1956 *b*, 1958 *b*), de Robertis (1959).

Elles se présentent sous la forme de petits boutons terminaux qui abordent le corps neuronal sous un angle droit. Elles mesurent entre 0,8 et 2 μ dans le sens de la largeur. La membrane présynaptique présente de place en place les encroûtements osmiophiles typiques. Les vésicules synaptiques et les mitochondries sont abondantes à l'intérieur du bouton synaptique. Du côté postsynaptique, c'est-à-dire au niveau du neurone, aucune différenciation spéciale ne peut être mise en évidence au voisinage de la synapse. Tous les constituants cellulaires présentent leur disposition et leur aspect habituels à cet endroit.

### *2° Interprétation cytophysiologique.*

La présence de synapses sur les neurones neurosécréteurs pose un certain nombre de problèmes. Tout d'abord celui de leur rôle. A première vue, on pourrait admettre que la présence de ces éléments de liaison mettant en rapport les neurones neurosécréteurs avec d'autres parties du système nerveux constitue un argument de plus en faveur d'une conservation de la fonction nerveuse de ces neurones. En fait, on peut valablement déduire de ces images que les cellules neurosécrétrices reçoivent les impulsions correspondant à certains stimuli. Il n'est cependant pas certain que les neurones eux-mêmes produisent un influx qui cheminerait le long des axones crinophores. A ce propos, il convient de rappeler que les axones crinophores du faisceau préoptique aboutissent en général sur des effecteurs : capillaires ou cellules glandu-

laires de l'hypophyse, dont la réaction à l'influx nerveux n'est pas connue.

La détermination de l'activité nerveuse des cellules neurosécrétrices est plutôt justiciable des méthodes neurophysiologiques. Cross et Green (1959) ont cru pouvoir déceler le passage de l'influx nerveux dans les axones crinophores. Certaines réserves s'imposent devant un tel résultat. Il est, en effet, très difficile de s'assurer que le potentiel mesuré se trouve effectivement localisé sur une fibre crinophore et non

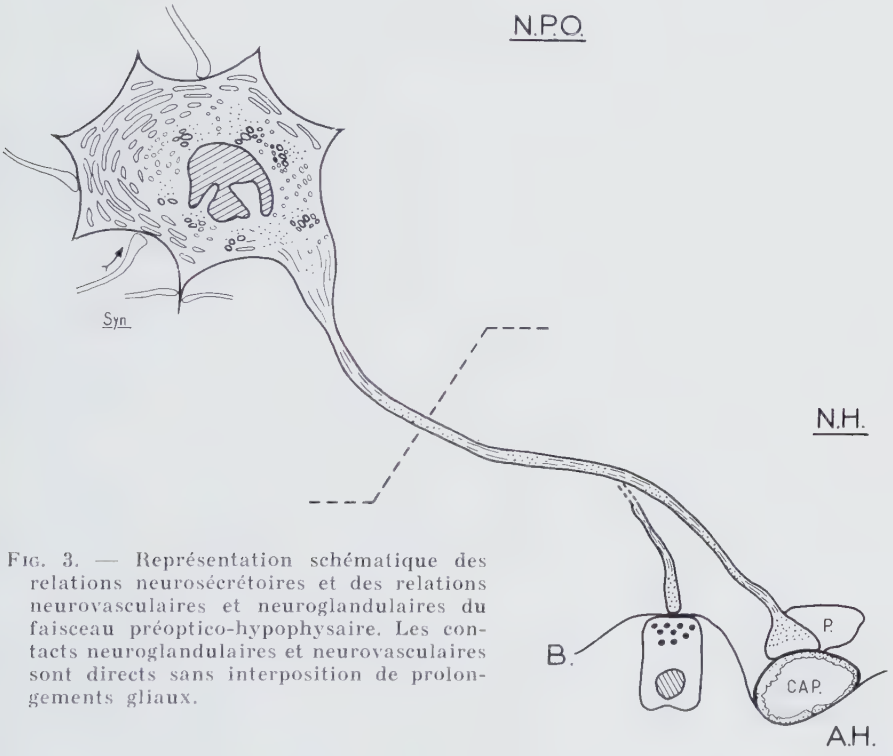



Fig. 3. — Représentation schématique des relations neurosécrétoires et des relations neurovasculaires et neuroglandulaires du faisceau préoptico-hypophysaire. Les contacts neuroglandulaires et neurovasculaires sont directs sans interposition de prolongements gliaux.

sur une fibre ordinaire qui se trouve dans le même faisceau. En postulant l'existence d'une activité nerveuse, on peut se demander dans quelle mesure celle-ci intervient dans le mécanisme de la libération de la neurosécrétion dans la partie distale des neurites.

On peut également admettre que ces synapses transportent des influx qui agissent directement au niveau du péricaryon. La liaison axosomatique aurait, dans ce cas, une signification de jonction neuroglandulaire. La production de neurosécrétion elle-même serait ainsi sous contrôle nerveux par un mécanisme soit inhibiteur, soit excitateur.

L'expérimentation devra déterminer ultérieurement quelles sont les modalités exactes du contrôle nerveux du processus de neurosécrétion.

Bern (1962) propose, à titre d'hypothèse, un certain nombre de

schémas figurant les rapports entre les fibres nerveuses afférentes et les neurones neurosécréteurs. La disposition que nous avons pu mettre en évidence chez *Perca* correspond à la première variante. Nous pouvons résumer nos observations par la figure 3.

## V. — *RELATIONS ENTRE LES NEURONES PRÉOPTIQUES ET LES CAPILLAIRES*

Le noyau préoptique des Téléostéens est très richement vascularisé par un réseau capillaire extrêmement dense (voir chapitre V). Les capillaires de très faible diamètre viennent apparemment au contact direct des neurones sécréteurs.

Leur structure au microscope électronique ne diffère pas d'une façon sensible de celle des capillaires des autres parties du cerveau. Leur paroi est formée par un endothélium assez épais, renfermant un grand nombre de vésicules lisses et d'une membrane basale d'épaisseur normale. Il n'y a pas d'espace périvasculaire conjonctif autour de ces capillaires.

Les relations entre les neurones et les capillaires sont assez étroites mais non directes. Les parois des neurones ne viennent pas s'appliquer directement sur la membrane basale (pl. VII, *a*, *b*). Entre le capillaire et le neurone s'insèrent des prolongements de cellules gliales ou épendymaires. Leur épaisseur est réduite; dans certains cas, ils ne forment qu'une lame très étroite entre les éléments. D'après nos observations, elle peut faire défaut en de rares endroits.

Cette disposition correspond au schéma général des relations entre neurones et capillaires dans le système nerveux central.

Scharrer (1944) pense que la richesse de la vascularisation de ce noyau est en rapport avec les échanges très actifs qu'ont ces cellules glandulaires.

En dehors de ce rôle trophique, guère contestable, le réseau vasculaire très dense pourrait être le vecteur de stimuli chimiques. Finley (1939) attribue une fonction chémoréceptrice aux neurones du noyau supraoptique et paraventriculaire, dont il nie par ailleurs la fonction neurosécrétoire. Une régulation de cette dernière est, par contre, envisagée par Verney (1948), qui pense que les cellules neurosécrétrices seraient directement sensibles aux variations osmotiques du sang.

L'hypothèse d'un rôle « osmorécepteur » des grandes vacuoles du péricaryon, proposée par Verney, n'est pas retenue par Barry (1961), qui considère que la fonction osmoréceptrice serait directement assurée par l'appareil de Golgi. Cette hypothèse s'appuie sur l'observation d'un changement de l'appareil de Golgi après déshydratation de l'animal.

Bien qu'il nous semble prématuré d'émettre une hypothèse quant au mode de régulation de l'activité sécrétoire des neurones en fonction des variations de la pression osmotique, nous pouvons apporter deux données cytologiques et morphologiques à ce débat.

La première concerne le rôle de l'appareil de Golgi dans les neurocytes neurosécréteurs. Les variations de l'aspect de l'appareil de Golgi à la suite de la déshydratation de l'animal s'expliquent par la participation étroite de cet organite à l'élaboration des granules élémentaires. Elles ne témoignent donc pas forcément d'une sensibilité particulière de cette structure cellulaire aux variations de la pression osmotique.

La deuxième concerne les rapports entre les neurones neurosécréteurs et les capillaires, tels qu'ils apparaissent sur nos micrographies. En effet, le contact entre les neurones et les capillaires n'est pas aussi direct que le laissait prévoir l'observation histologique. Chez certaines espèces, des capillaires « endocellulaires » avaient été décrits (Collin, 1931; Scharrer et Gaupp, 1933; Roussy et Mosinger, 1935; Scharrer, 1937; Stutinsky, 1953).

La microscopie électronique permet de montrer qu'ils ne sont certainement pas endocellulaires.

L'interposition d'une série de prolongements gliaux entre les neurones du noyau préoptique et les capillaires introduit un espace cellulaire important sur la voie de transmission des stimuli chimiques éventuels. Il s'agit de savoir dans quelle mesure cette disposition influe sur la sensibilité et la vitesse de réaction du système. De nouvelles études seront nécessaires pour confirmer la sensibilité des neurones eux-mêmes aux variations de la pression osmotique sanguine.

## *VI. — RELATIONS ENTRE LE SYSTÈME PRÉOPTICO-HYPOPHYSAIRE ET LE TROISIÈME VENTRICULE*

L'excrétion de substances Gomori-positives dans la lumière du 3e ventricule se produirait soit au niveau du noyau préoptique dont les neurones se trouvent à proximité immédiate du ventricule (Mazzi, 1952), soit dans le récessus infundibulaire. Les fibres du faisceau préoptico-hypophysaire passent très près du récessus avant de pénétrer dans la tige hypophysaire. Le passage de neurosécrétions à cet endroit a été décrit par Bargmann et coll. (1950).

De telles observations histologiques ont conduit récemment Löfgren (1960) à formuler l'hypothèse d'une transmission des substances neurosécrétées du noyau préoptique vers le système porte de l'infundibulum, par l'intermédiaire du liquide contenu dans la cavité du 3e ventricule. Les neurosécrétions seraient à nouveau absorbées par les cellules épendymaires situées au niveau de l'infundibulum et transmises aux anses capillaires du système porte.

Le mécanisme de transmission, envisagé par cet auteur présente une certaine analogie avec l'hydrencéphalocrinie préconisée par Collin. Il importait donc de vérifier dans quelle mesure les observations morphologiques, sur lesquelles cette interprétation est fondée, sont valables.

### *1° Relations entre le noyau préoptique et le troisième ventricule.*

Nous avons considéré les relations entre les neurones du noyau préoptique et le troisième ventricule chez la Perche. Des coupes légèrement inclinées sur le plan vertical longitudinal passaient à la fois dans les neurones et dans la lumière du troisième ventricule. Celui-ci est bordé par des cellules épendymaires dont certaines sont abondamment ciliées. Des prolongements des neurones neurosécréteurs peuvent s'insérer entre les cellules épendymaires, mais d'après nos observations ils n'entrent pas en communication avec le ventricule. Les relations de proximité n'impliquent pas qu'il puisse y avoir cession de sécrétion à partir de ces prolongements. Leur structure ne présente aucune particularité permettant de conclure en ce sens. Dans la lumière du ventricule, nous n'avons décelé aucun grain de neurosécrétion.

Les processus de libération du neurosécrétat entraînant une rupture de la membrane cellulaire, décrits en histologie, résultent probablement d'artéfacts de fixation.

### *2° Le faisceau préoptico-hypophysaire dans la région infundibulaire.*

L'anatomie submicroscopique de cette partie présente un intérêt particulier en raison des relations de proximité entre : le faisceau préoptico-hypophysaire, le récessus infundibulaire du 3e ventricule et le réseau vasculaire superficiel. Cette région constitue chez les autres Vertébrés, non seulement une zone de transit pour les fibres du faisceau préoptico-hypophysaire, mais encore une zone de contact neurohémale pour certaines fibres crinophores. La structure histologique spéciale et sa fonction la différencient par rapport aux parties voisines et justifient son intégration dans la neurohypophyse.

Chez les Poissons, deux problèmes anatomiques sont posés : celui des rapports entre le système préoptico-hypophysaire et le récessus infundibulaire, et celui des rapports entre les fibres crinophores et les capillaires superficiels chez certains Cyprinidés.

*a) **Travaux sur la structure fine de l'éminence médiane.*** — Ce sont surtout les relations entre le système nerveux et les capillaires de l'éminence médiane qui ont été analysées dans les premiers travaux de microscopie électronique réalisés chez quelques espèces de Vertébrés.

Les premières indications concernant la structure submicroscopique de l'éminence médiane des Mammifères se trouvent dans le travail de Green et Van Breemen (1955).

H. Brettschneider (1956) montre les premières images de terminaisons nerveuses sur les capillaires spéciaux du système porte du Rat.

L'éminence médiane du Cobaye a été étudiée par Barry et Cotte (1960, 1961). Ils décrivent la présence de terminaisons nerveuses ordinaires au niveau des capillaires du système porte.

La structure submicroscopique de l'éminence médiane des Oiseaux est actuellement la mieux connue (Kobayashi et coll., 1961).

Des observations micro-électroniques de la région infundibulaire ont, jusqu'à présent, été faites chez les Sélaciens (Mellinger, Follenius, Porte 1962).

Chez ces Poissons primitifs, le système porte est déjà nettement différencié (Mellinger, 1960; Meurling, 1960; Lenys, 1962). Les fibres neurosécrétoires viennent se terminer sur les basales délimitant l'espace périvasculaire des capillaires du réseau primaire. D'autres fibres se terminent sur la basale nerveuse entre les capillaires. On peut donc admettre qu'à ce niveau, il se produit un transit de substance neurosécrétée vers le réseau vasculaire qui irrigue une partie importante de l'adénohypophyse (Q. L. A.) et du lobe neuro-intermédiaire.

La partie infundibulaire du diencéphale des Poissons téléostéens méritait d'être étudiée chez certaines espèces présentant une disposition spéciale de l'irrigation artérielle.

Bien que la plupart des auteurs admettent l'absence d'un système porte extra-hypophysaire, un doute pouvait subsister à propos de son existence chez certaines espèces (Lenys, 1962).

Chez le Cyprinidé *Rhodeus amarus*, Bretschneider et Duyvene de Wit (1947) ont décrit une capillarisation de l'artère hypophysaire avant son entrée dans l'hypophyse. Les capillaires primaires passent à proximité immédiate du faisceau préoptico-hypophysaire. Cela nous a incité à considérer spécialement les relations micro-anatomiques entre les deux systèmes chez cette espèce.

*b) Structure de la région infundibulaire chez* **Rhodeus.** — Dans la région infundibulaire, le faisceau préoptico-hypophysaire chemine dans la mince lame nerveuse qui forme le plancher du récessus infundibulaire. Une série de 16 coupes ultrafines transversales à travers la région infundibulaire de *Rhodeus amarus* L. nous permet de préciser les rapports des différentes structures. Les axones neurosécréteurs de diamètre assez variable sont bien délimités. Leur trajet passe à certains endroits entre les cellules épendymaires qui bordent le processus. Sur aucune coupe, nous n'avons pu mettre en évidence des formations neurosécrétoires terminales pouvant libérer leurs sécrétions dans la lumière du récessus.

Nous avons cependant constaté la très grande difficulté d'obtenir une bonne fixation de cette région particulièrement fragile. Les moindres manipulations peuvent entraîner une altération des structures, des ruptures de la paroi des axones qui peuvent ainsi libérer leur contenu.

A la suite de nos observations, nous pouvons considérer que le faisceau préoptico-hypophysaire constitue un système fermé, condui-

sant les neurosécrétions vers la partie terminale située dans la partie postérieure de la neurohypophyse. Les méthodes morphologiques que nous employons sont assez mal adaptées à la mise en évidence des phénomènes complexes qui peuvent avoir lieu sur le trajet des axones.

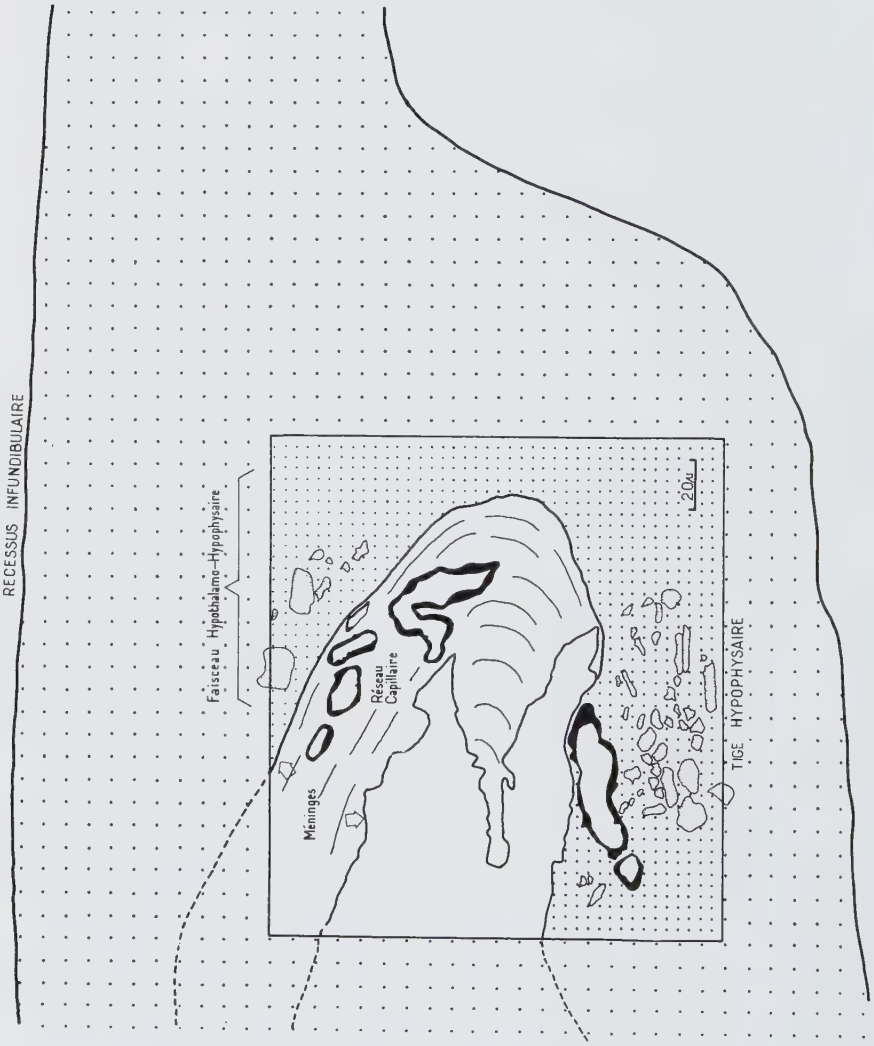



Fig. 4. — Schéma montrant les rapports entre FPOH et le réseau capillaire superficiel méningé. Reconstitution, à partir de micrographies, d'une C. T. au niveau de la face antérieure de la tige. *Rhodeus amarus*. Gr. : 5 000.

Elles n'apportent cependant aucun argument convaincant en faveur d'une excrétion des neurosécrétions *en passant*. La libération des produits neurosécrétés se fait, en règle générale, au niveau des structures terminales présentant toutes les caractéristiques des synapses. De telles structures n'ont pas été décelées dans les régions hypothalamiques basses que nous avons explorées.

La figure 4 dessinée d'après une série de micrographies électroniques précise les relations entre les fibres crinophores et les capillaires chez *Rhodeus amarus*. Sur aucune des 16 coupes transversales passant dans cette région, nous n'avons vu des fibres nerveuses entrer en contact avec les capillaires superficiels (Pl. VIII). Ces derniers cheminent dans la méninge à une certaine distance du plancher du diencéphale. Certains capillaires sont accolés à la basale nerveuse, mais même à ces endroits on ne décèle aucune terminaison nerveuse.

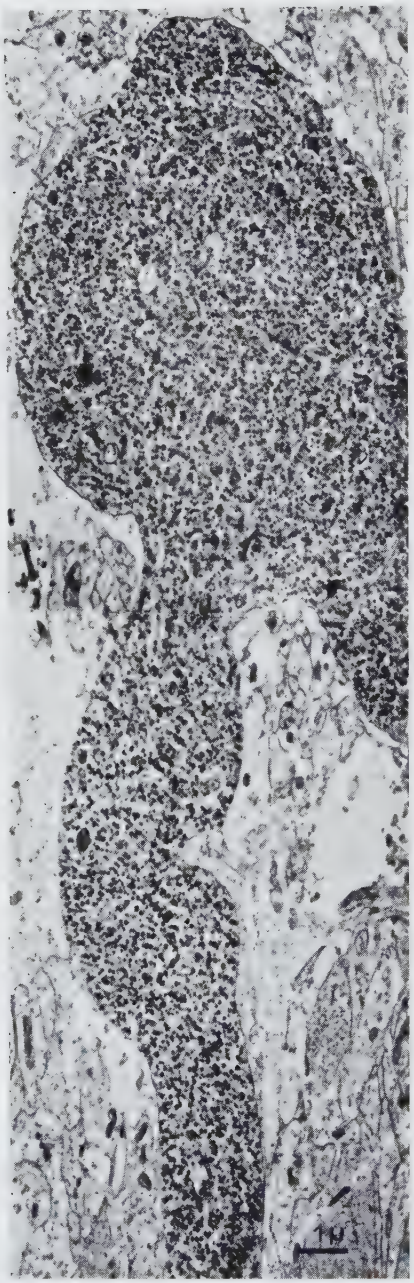
Sur ce point, il existe donc une différence importante entre le plancher de l'hypothalamus des Poissons et l'éminence médiane des autres Vertébrés. L'absence de contacts neurovasculaires dans cette région sera considérée plus spécialement dans la discussion sur l'homologie des différentes parties de la neurohypophyse des Poissons.

*c) Structure, formation et signification des corps de Herring.* — Ces formations, décrites pour la première fois par Herring en 1908, ont suscité un vif intérêt parmi les cytologistes et les endocrinologistes. La microscopie électronique (Bargmann, Knoop et Thiel, 1957; Bargmann et Knoop, 1960) confirme leur appartenance au système neurosécrétoire, déjà affirmée à la suite d'études neurohistologiques (Stutinsky, 1946; Hanström, 1946) et histophysiologiques (Bargmann, 1949).

Les controverses concernant la formation et le rôle de ces amas de neurosécrétions nous incitent à entreprendre un nouvel examen de cette question au microscope électronique.

Chez *Rhodeus amarus*, les corps de Herring sont particulièrement abondants à la base de la « tige » et à sa sortie dans la neurohypophyse. Cette localisation a également été décrite chez la Tanche (Hild, 1950). Sur une coupe transversale de la région infundibulaire de *Rhodeus* (fig. 5), on observe l'arrivée d'une fibre crinophore depuis la partie latérale de l'hypothalamus. Elle s'épaissit de plus en plus sur son trajet vers le plan médian. L'accumulation extrêmement importante de neurosécrétion, qui distend très fortement la fibre, se trouve à l'endroit où celle-ci s'infléchit brusquement pour entrer dans la tige. La fibre présente un diamètre normal sur les coupes suivantes. Des accumulations analogues se produisent dans la neurohypophyse à l'endroit où le faisceau s'infléchit brusquement vers l'arrière. Leur formation est la conséquence d'une gêne dans l'écoulement du courant axoplasmique transportant la neurosécrétion. Plusieurs axones peuvent contribuer à la formation des amas les plus importants qui correspondent aux corps de Herring. Chez toutes les espèces étudiées et quelle que soit leur localisation, ils sont essentiellement formés par des granules élémentaires typiques bien individualisés. Quelques mitochondries sont présentes. Dans certains amas, on peut distinguer des neurofilaments et quelques fines vésicules claires (Pl. IX *b*).

Leur structure ne correspond nullement à celle d'une formation



terminale dont les principales caractéristiques sont bien connues. La présence de neurofilaments, leur pauvreté en vésicules synaptiques et en mitochondries confirment l'idée qu'il s'agit d'un renflement local de la fibre en un point quelconque de son trajet. Leur présence dans le plancher du diencéphale à l'entrée de la tige s'explique aisément sur nos images.

D'après nos observations au microscope électronique, on ne peut conclure qu'il y ait libération de neurosécrétions vers le récessus infundibulaire à ce niveau.

L'hypothèse suivant laquelle ces formations représenteraient des amas de neurosécrétions en dégénérescence (Hagen, 1951) ne se confirme pas. Il est, en effet, très rare qu'un corps de Herring contienne des figures myéliniques ou des coalescences de grains résultant de troubles dégénératifs locaux.

On ne peut donc pas attribuer une valeur fonctionnelle très précise aux corps de Herring. Ce sont des « accidents » se produisant au cours du transport de la neurosécrétion vers la neurohypophyse. Leur fréquence ne dépend pas uniquement de l'intensité de la sécrétion, mais également des conditions

Fig. 5. — Fibre du faisceau préoptico-hypophysaire de *Rhodeus* cheminant dans le plancher de l'infundibulum. La fibre crinophore forme un corps de Herring à l'entrée de la tige. Coupe transversale.

mécaniques de l'écoulement de celle-ci. L'interprétation de la figure 5 apporte une nouvelle preuve indirecte de l'existence d'un courant axoplasmique cellulifuge. On voit en effet que l'axone se distend de plus en plus vers la partie comprimée, l'accumulation maximum de neuro-

sécrétions étant située immédiatement en amont de la constriction qui en est la cause.

D'après ces constatations, on peut concevoir que les corps de Herring ne constituent que très exceptionnellement des formations permanentes. Ce n'est que dans le cas d'une destruction du neurite, à la suite d'un traumatisme accidentel ou expérimental, que l'accumulation est permanente.

## *VII. — APPARITION DE LA NEUROSÉCRÉTION*

### *1° Lieu de la première apparition de neurosécrétat.*

La plupart des auteurs qui avaient étudié l'apparition de la neurosécrétion au cours de l'ontogenèse pensaient pouvoir résoudre le problème de son origine. A la théorie de Scharrer, Palay, Bargmann d'une formation nucléoproximale de la neurosécrétion, s'opposait celle de Spatz et de ses élèves d'une origine nucléodistale.

Les différents travaux sont contradictoires. Le tableau II montre, en effet, que chez certaines espèces, c'est la partie distale qui montre les premières réactions tinctoriales caractéristiques, alors que chez d'autres espèces la partie proximale se colore en premier lieu.

Nos connaissances concernant la structure fine de la neurosécrétion nous permettent de comprendre ces résultats. Nous avons vu précédemment que la neurosécrétion se forme à l'état de grains submicroscopiques qui échappent à l'observation avec les moyens classiques. Leur mise en évidence par les colorations n'est possible que pour un ensemble de grains groupés en amas d'une certaine importance. L'accumulation distale du neurosécrétat atteint le seuil quantitatif nécessaire à sa mise en évidence, bien avant les cellules du noyau préoptique elles-mêmes. Cette interprétation, déjà présentée par Bargmann, se trouve actuellement confirmée par les études ultramicroscopiques qui montrent de façon certaine que le neurosécrétat se forme dans le péricaryon.

La faible sensibilité de la méthode histologique est d'ailleurs bien illustrée par la difficulté de la mise en évidence des neurosécrétions au cours de leur migration vers la neurohypophyse.

### *2° Entrée en fonction du système préoptico-hypophysaire.*

En plus de cette question du lieu de formation de la sécrétion, surtout posée par suite de l'imperfection des techniques histologiques, il subsiste celle de l'entrée en fonction du système préoptico-hypophysaire.

TABLEAU II. — APPARITION DE LA NEUROSÉCRÉTION CHEZ LES VERTÉBRÉS

| AUTEUR, ANNÉE | ESPÈCES | AGE | N. P. O. / N. S. O. / N. P. V. | NEURO-HYPOPHYSE |
|---|---|---|---|---|
| HILD (1950) | *Tinca vulgaris.* | Longueur, 40 mm. | Pauvre en neurosécrétion | Pauvre en neurosécr. |
| AZZALI (1952) | *Anguilla.* | 14 jours. | + | + |
| | | 10-20 cm. | + | |
| BARGMANN, cité dans SCHARRER (1954) | *Anguilla.* | 6,5 cm. | + | + |
| ARVY, FONTAINE et GABE (1955) | Saumon. | 4e jour après l'éclosion. | Partie caudale + | — |
| | | 8e jour après l'éclosion. | N.P.O. + tractus + | + |
| FRIDBERG et SAMUELSON (1959) | *Leusciscus rutilus.* | 2e jour après l'éclosion, 16e jour après fécondation. | | + |
| AZZALI (1952) | *Rana agilis.* | Têtards, 11,3 mm. | | + |
| | | Têtards, 37,3 mm. | + | + |
| HILD (1951 *b*) | *Tropidonotus natrix.* | Avant éclosion. | — | + |
| WINGSTRAND (1953) | Poulet. | 13e jour. | + | + |
| GRIGNON (1955) | Poulet. | 14e jour. | N. S. O. + N. P. V. (16e) | + |
| ASSENMACHER (1957-1958) | Canard domestique. | 14-15e jour d'incubation. | N. S. O. | |
| | | 16-17e jour d'incubation. | N. P. V. | |
| BARGMANN (1951) | Chien. | Naissance. | — | — |
| | | 5e jour. | + | + |
| SCHARRER E. (1954) | Chien. | Une semaine avant naissance. | — | + |
| DAWSON (1954) | Rat. | Naissance. | | + |
| | | + 2 jours. | + | + |
| KIVALO et TALANTI (1957) | Vache. | 3e mois de gestation. | N. S. O. + | + |
| BUGNON (1957) | Cobaye. | Une semaine avant mise bas. | N. S. O. + N. P. V. + | — |
| BARRY et BUGNON (1958) | Cobaye. | Naissance. | + | + |

Au microscope électronique, de très faibles quantités de neurosécrétions (quelques grains) sont visibles.

L'entrée en activité du faisceau préoptico-hypophysaire est décelable à un stade très précoce. En fait, ce sont les difficultés techniques qui ont limité l'étendue de nos recherches.

L'étude de l'apparition de la neurosécrétion dans les axones de la neurohypophyse a été faite sur *Lebistes reticulatus*. Les jeunes alevins sont prélevés dans la cavité ovarienne. Le stade de 15 jours après la fécondation est le plus jeune que nous ayons pu étudier. A cet âge, l'adénohypophyse peu vascularisée se compose de 5 couches de cellules ayant une épaisseur totale de 50 µ.

Dans la partie postérieure de la neurohypophyse, les axones contiennent des grains osmiophiles présentant toutes les caractéristiques des neurosécrétions. L'examen d'une coupe sagittale montre qu'à ce stade les neurosécrétions sont déjà assez abondantes dans la neurohypophyse (pl. IX *c*).

Il est donc permis de penser que l'activité sécrétoire du système préoptico-hypophysaire commence à un stade très précoce. On peut supposer que la présence de grains de neurosécrétion constitue la preuve de l'activité fonctionnelle du système.

Les données biochimiques et physiologiques sur cette question manquent en ce qui concerne les Poissons. Chez les Mammifères, Heller (1947) a pu montrer que la neurohypophyse du Rat nouveau-né possède 1/10 de l'activité antidiurétique de celle de l'adulte. Il semble donc qu'il y ait une augmentation sensible de l'activité en fonction de l'âge.

Une faible activité apparaît dès le 18e-19e jour de la gestation chez le Rat (Roffi, 1958); elle augmente le 20e jour (1 µU/glande), reste constante le jour de la naissance pour augmenter ensuite assez rapidement les jours suivants.

Chez le Poulet, l'apparition de l'activité antidiurétique d'extraits posthypophysaires a été mise en évidence (Wingstrand, 1953) avant celle du neurosécrétat granulaire morphologiquement décelable au microscope optique.

L'espèce que nous avons étudiée présente la particularité biologique d'être ovovivipare, ce qui entraîne pour l'embryon des conditions de vie spéciales. Il semble cependant que le mode de développement de l'alevin dans la cavité ovarienne ne modifie pas d'une façon sensible le stade auquel le système préoptico-hypophysaire entre en fonction. D'après nos observations, la sécrétion débute avant le 15e jour après la fécondation, c'est-à-dire au cours de la première moitié de la pseudogestation. D'autres recherches seraient nécessaires en vue de préciser davantage le moment exact de l'apparition des premiers grains. Nos résultats sont comparables à ceux de Fridberg et Samuelson (1959) qui décèlent les premières neurosécrétions au 16e jour après la fécondation chez l'espèce ovipare *Leuciscus rutilus*.

La planche IX *d* donne une idée de l'organisation de la zone de

contact entre la neurohypophyse et la méso-adénohypophyse au 15e jour après la naissance. En face des cellules acidophiles différenciées, on distingue des terminaisons nerveuses s'appliquant sur la basale. Elles contiennent de nombreuses vésicules synaptiques et quelques grains de neurosécrétion de faible diamètre.

Il est intéressant de considérer ce phénomène dans le cadre plus général de la différenciation de l'hypophyse. Au moment de la différenciation des premières cellules acidophiles (Follenius et Porte, 1961 *a*) dans la pro- et la méso-adénohypophyse, le système préoptico-hypophysaire est déjà fonctionnel; le lobe nerveux contient des granules de neurosécrétion qui peuvent, dès ce stade, influencer les cellules glandulaires situées au voisinage des terminaisons nerveuses. A partir des données que nous possédons actuellement, il n'est pas possible d'apprécier l'importance de cette interaction dans le processus de différenciation de l'hypophyse.

Il convient cependant de rappeler que chez la Myxine, la séparation de la neurohypophyse et de l'adénohypophyse par un septum conjonctif pourrait être responsable de l'état peu différencié des cordons glandulaires, alors que chez les Lamproies, où il existe déjà un contact entre le processus infundibulaire et l'adénohypophyse, les cellules sont déjà nettement différenciées (voir Herlant, 1954; Olsson, 1959; Adams, 1960).

On peut rappeler à ce propos que, d'après Haller (1898), c'est le feuillet supérieur de la vésicule hypophysaire de la Truite, étroitement appliqué contre le « lobe nerveux », qui se différencie en partie glandulaire de l'hypophyse. Le feuillet ventral, par contre, forme un épithélium recouvrant.

La question de l'influence des dérivés diencéphaliques sur la différenciation de l'hypophyse reste cependant controversée. Pasteels (1954) bloque la différenciation déjà amorcée, par déconnexion de l'ébauche chez le Pleurodèle, mais Etkin (1958) obtient la différenciation de l'ébauche hypophysaire, prélevée à un stade très précoce et greffée dans le bourgeon caudal. Il observe que ce greffon libère des quantités d'hormones nettement supérieures à la normale. Il en résulte une coloration plus foncée des têtards et une accélération de leur croissance.

Ces expériences semblent indiquer que le contrôle hypothalamique des activités hypophysaires existe à un stade très précoce, et qu'il est probablement du type inhibiteur pour les deux activités contrôlant la croissance et la coloration.

*CHAPITRE II*

# ÉTUDE DU NOYAU LATÉRAL DU TUBER

## *I. — GÉNÉRALITÉS ET TOPOGRAPHIE*

Le noyau latéral du tuber (N. L. T.) des Poissons, encore désigné sous le nom de noyau ventral du tuber par Charlton (1932), présente une partie antérieure médiane, deux parties latérales et une partie postérieure médiane (fig. 6). Chez quelques espèces : *Melanocetus murrayi, Esox lucius* (Scharrer, 1937), *Pseudopleuronectes americanus* (Charlton, 1932) et chez *Noturus flavus, Ameiurus nebulosus* (Palay, 1943) et *Tinca vulgaris* (Scharrer, 1935; Brehm, 1958), *Morone Labrax, Gadus capelanus, Mugil capito* (Stahl, 1957), les parties latérales sont subdivisées en une série de neurones paraventriculaires formant la pars medialis (Charlton, 1932; Brehm, 1958) et une série de neurones ventro-latéraux formant la pars lateralis. Dans ce cas, les phénomènes sécrétoires n'ont, en général, été décelés qu'au niveau des neurones de la pars medialis (Palay, 1943; Stahl, 1957; Brehm, 1958).

*a) **Le noyau latéral du tuber de la Truite.*** — Chez la Truite (Goldstein, 1905), les noyaux latéraux du tuber sont représentés par deux rangées de neurones de grande taille, situés superficiellement dans la partie ventro-latérale du tuber. Ils s'étendent dans le sens rostro-caudal depuis la commissure postoptique jusqu'en arrière de l'insertion de l'hypophyse. La taille des neurones diminue de la partie rostrale vers la partie caudale. La différenciation en une pars medialis, à fonction sécrétoire, et une pars lateralis normale n'est pas établie.

Le trajet des fibres issues de ces noyaux est moins bien connu que celui du tractus préoptico-hypophysaire. L'existence d'une liaison avec l'hypophyse a déjà été entrevue par Goldstein (1905). Une partie des neurites se joint au faisceau préoptico-hypophysaire qui passe à proximité, et en partie à travers le noyau latéral du tuber chez la Truite (Bargmann, 1953). Les deux faisceaux pénètrent dans la neurohypophyse. Leur répartition à l'intérieur de celle-ci reste encore à préciser, bien que Stutinsky (1953), Stahl (1953), Bargmann (1953) et Diepen (1953-1954) pensent que la partie antérieure de la neurohypophyse reçoit avant tout des fibres tubériennes, alors que la partie postérieure est presque exclusivement formée par des fibres du système préoptico-hypophysaire.

*b) Cytologie classique.* — Les neurones de ces noyaux se distinguent aisément des neurones normaux par leur taille (40 × 20 μ) et par leurs caractères cytologiques. Leur cytoplasme présente un aspect particulier, déterminé par la présence d'une « colloïde » que la réaction

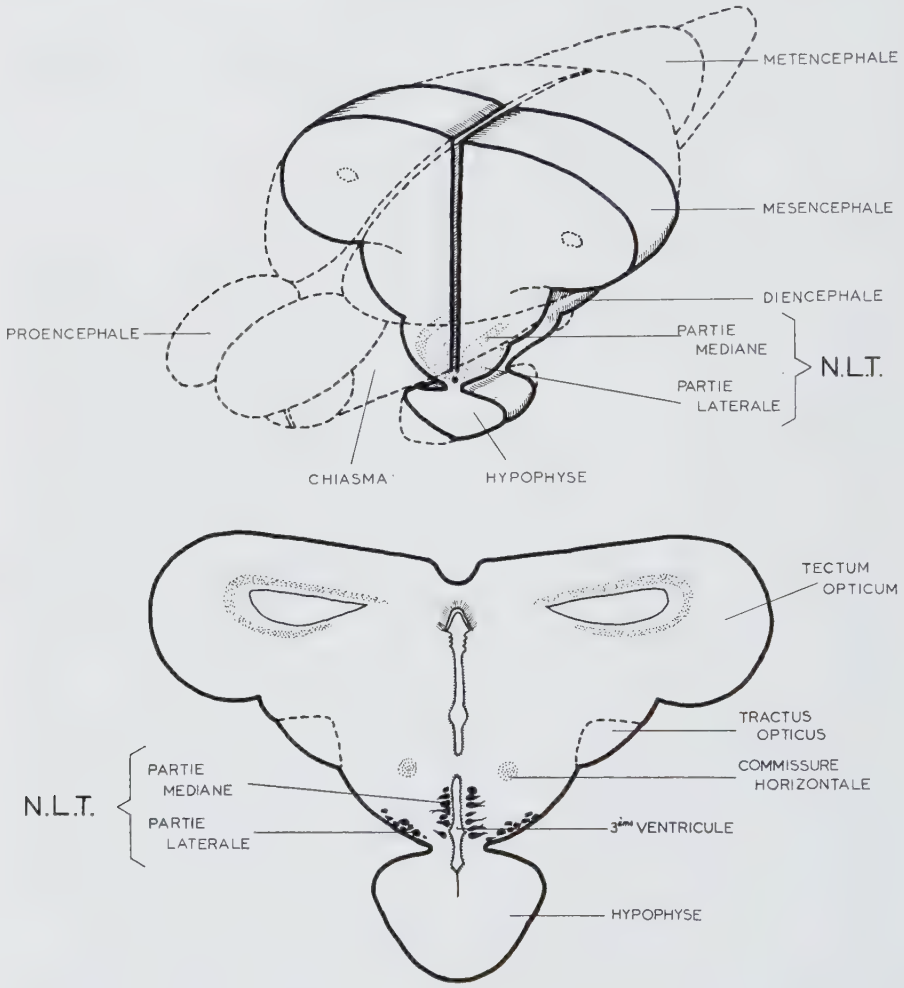



Fig. 6. — Topographie du N. L. T. (*Esox.* L.), Scharrer 1936.

acidophile (colorations trichromes de Masson et Azan) permet de délimiter assez nettement par rapport à d'autres structures cellulaires comme le corps de Nissl. L'aspect sous lequel se présente la sécrétion sur les coupes histologiques dépend, pour une bonne part, de la technique de fixation employée.

La forme multilobée du noyau est une caractéristique générale de ces neurones. De profondes invaginations cytoplasmiques pénètrent

entre les lobes nucléaires. Dans quelques cas, elles peuvent prendre l'aspect d'inclusions nucléaires reliées au reste du cytoplasme par un fin pédoncule. Elles ont été décrites par SCHARRER (1932) chez *Perca*, par FLORENTIN (1934) chez *Salmo irideus*, par HILD (1950) et BREHM (1958) chez *Tinca vulgaris*, par PALAY (1943) chez *Noturus flavus* et *Ameiurus nebulosus*, et par STAHL (1957) chez *Morone labrax*. Chez *Noturus flavus* et *Ameiurus nebulosus*, PALAY (1943) décrit un processus de formation intranucléaire d'une sécrétion acidophile qui serait émise, soit vers les inclusions nucléaires, soit vers le cytoplasme. La sécrétion pourrait dériver d'une transformation de la chromatine nucléaire.

A la lumière des connaissances cytologiques actuelles, ces observations et leur interprétation ne peuvent plus être acceptées sans réserves.

*c) **Histo- et cytochimie du noyau latéral du tuber.*** — Les affinités tinctoriales et les réactions histo- et cytochimiques des sécrétions diffèrent de celles des élaborations des noyaux préoptiques. Elles sont Gomori-négatives (HILD, 1950; STAHL, 1953), phloxinophiles (STAHL, 1953; KRSULOVIC, 1961) et faiblement P. A. S. - positives (BREHM, 1958).

*d) **Cycle sécrétoire du noyau latéral du tuber.*** - Les données concernant les variations de l'activité sécrétoire du N. L. T. de la Truite au courant de l'année sont peu nombreuses. FLORENTIN (1934) indique que ces neurones présentent différents « états d'imprégnation » au cours de l'année. Il émet l'hypothèse que ces variations pourraient être en relation avec le déroulement du cycle sexuel.

Des variations saisonnières d'activité ont pu être mises en évidence chez plusieurs espèces de Téléostéens : *Cyprinus carpio* (HILD, 1950; BREHM, 1958; KRSULOVIC, 1961), *Salmo Salar* (OLIVEREAU, 1954), *Mugil capito* et *Mugil cephalus* (STAHL, 1953, 1957), *Gadus capelanus* (STAHL, 1957).

De telles variations n'ont pas été décelées chez *Rhodeus* a. par BRETSCHNEIDER et DE WIT (1947), ni chez *Morone Labrax* (STAHL, 1957).

Le rôle physiologique des sécrétions tubériennes diffère de celui des sécrétions d'origine préoptique. L'existence d'une très forte activité au moment de la reproduction a conduit la plupart des auteurs à admettre leur intervention dans la régulation de l'activité génitale. D'autres hypothèses ont cependant été présentées : l'intervention dans la régulation de l'équilibre osmotique (RASQUIN et STOLL, 1957) n'a pas été confirmée (FRIDBERG et OLSSON, 1959). D'après ENAMI (1955), le noyau latéral du tuber pourrait intervenir dans le contrôle des chromatophores en produisant un principe mélanophoro-contractant. Le contrôle des chromatophores ou de l'activité génitale s'exercerait par l'intermédiaire d'un relais hypophysaire dont ni la disposition anatomique, ni les modalités de fonctionnement ne sont encore précisées.

*e) **Voies d'excrétion.*** — Certaines difficultés techniques, dues à l'absence d'affinités tinctoriales nettes de ce type de neurosécrétion,

empêchent la mise en évidence précise des fibres tubéro-hypophysaires par les techniques histologiques. Deux voies d'excrétion ont été décrites : soit l'émission sous forme de gouttelettes ou de vacuoles de « colloïde » vers le récessus infundibulaire chez *Tinca vulg.* Cuv. (Scharrer, 1935; Hild, 1950) et chez *Mugil* (Stahl, 1957; Stahl et Leray, 1962); soit le transport vers la neurohypophyse le long du tractus tubéro-hypophysaire chez *Noturus flavus* et *Ameiurus nebulosus* (Palay, 1945). Stahl (1953) et Bargmann (1953) pensent que la partie antérieure de la neurohypophyse recevrait des fibres provenant essentiellement du noyau latéral du tuber. Ce sont les propriétés Gomori-négatives de ces fibres plutôt que les relations anatomiques, encore peu connues, qui permettent à ces auteurs d'admettre une telle origine. Diepen (1953-1954) indique que, chez *Esox lucius*, la méso-adénohypophyse est en contact avec des processus nerveux qui seraient formés par les fibres provenant des petites cellules nerveuses du tuber ainsi que des éléments du noyau latéral du tuber.

La composition chimique de ces sécrétions n'est pas encore connue.

L'entrée en fonction de ce noyau se fait à un moment assez tardif. Les images caractéristiques de l'activité sécrétoire apparaissent chez des Tanches de 15 cm de taille (Hild, 1950) ou de 400 g (Brehm, 1958).

Il ressort de la bibliographie qu'en ce qui concerne la cytologie, l'anatomie et la physiologie, les connaissances sur le deuxième système neurosécrétoire du diencéphale des Poissons sont moins complètes que celles concernant le système préoptico-hypophysaire. Son importance dans le contrôle hypothalamique des activités hypophysaires apparaît cependant nettement.

## *II. — ULTRASTRUCTURE DU NOYAU LATÉRAL DU TUBER*

Pour l'étude comparée de l'ultrastructure des deux principaux systèmes neurosécréteurs : le système préoptique et le système du noyau latéral du tuber, nous avons choisi l'espèce *Salmo irideus* qui présente un noyau latéral du tuber superficiel, dont la fixation et la recherche sont ainsi facilitées. L'examen de la cytologie fine de ces neurones a été entrepris sur deux lots de Truites d'âges différents. Le premier lot composé de 2 ♂ et 2 ♀ était âgé de deux ans. A cet âge les Poissons sont immatures. Un deuxième lot de Truites de trois ans composé de 5 ♂ et 4 ♀, présentant des ovaires et des testicules mûrs, a été prélevé au mois de mars, très peu de temps avant la reproduction.

Ce choix des prélèvements devait nous permettre de nous assurer de la constance de la taille des grains pendant une certaine période et dans les deux sexes.

### *Description de la cytologie fine des neurones du noyau latéral du tuber.*

*a) **Noyau latéral du tuber des Truites immatures.*** — Chez les Truites immatures, l'image cytologique la plus fréquemment observée au niveau des grands neurones de la partie rostrale du noyau latéral du tuber est caractérisée par le faible développement de l'ergastoplasme. Dans quelques neurones, il existe de rares profils ergastoplasmiques dont ni la forme, ni la disposition ne sont tout à fait typiques. Ces citernes assez contournées (pl. X *a*) appartiennent bien au système ergastoplasmique caractérisé par la présence de grains de Palade sur les membranes limitantes des citernes. Elles sont peu étendues et ne se rencontrent que dans quelques secteurs de la cellule. A ce stade, on ne peut distinguer une zone périphérique et une zone centrale du neuroplasme comme dans le noyau préoptique de *Carassius* (Palay, 1960) et *Perca* (Follenius et Porte, 1962). La plus grande partie des neurones présente les caractères cytologiques de la zone centrale des neurones du N. P. O. : réticulum endoplasmique très développé, grains de Palade libres. Les mitochondries sont assez nombreuses et réparties au hasard. Dans certains cas, on distingue des faisceaux de neurofilaments dans la région périnucléaire. L'appareil de Golgi présente déjà l'aspect que nous décrirons en détail dans les neurones des sujets adultes. Les granules élémentaires de neurosécrétions sont typiques; ils sont répartis dans tout le cytoplasme tout en formant des amas plus nombreux à proximité des zones golgiennes. Le tableau III donne le diamètre maximum moyen des grains élémentaires (cas n° 262).

Le noyau présente un aspect lobé; le cytoplasme contenant des zones de Golgi entourées de sécrétions et de mitochondries forme les « inclusions nucléaires », sur la description desquelles nous insisterons plus loin.

*b) **Noyau latéral du tuber des Truites adultes.*** — Chez les Truites adultes (3 ans) prélevées peu avant la reproduction (mois de mars), l'image cytologique diffère : l'ergastoplasme présente un développement extraordinaire dans la partie périphérique de la cellule (fig. 7, pl. X *b*). L'importance et la disposition de ces formations ergastoplasmiques varient de cellule à cellule. Elles se présentent sous forme de citernes allongées parallèles au bord de la cellule ou même en partie enroulées. Dans d'autres cellules, par contre, elles forment un réseau périphérique de vésicules de plus petite taille, plus ou moins aplaties. Quelle que soit leur forme, elles sont distendues par l'accumulation d'un matériel faiblement osmiophile.

Bien que nous ne soyons pas en mesure de préciser le cycle complet d'activité de ces cellules neurosécrétrices, nos images suggèrent que la participation des structures ergastoplasmiques au processus d'éla-

boration du sécrétat est vraisemblable. Les différentes images observées sont en effet analogues à celles rencontrées dans des cellules à fonction sécrétoire typique. L'analogie de structure avec les cellules sécrétrices sera discutée dans un autre chapitre.

La quantité des granules élémentaires présente dans le cytoplasme reflète la résultante entre l'activité sécrétoire et l'activité excrétoire. Leur densité dans les cellules ne varie pas d'une façon très sensible

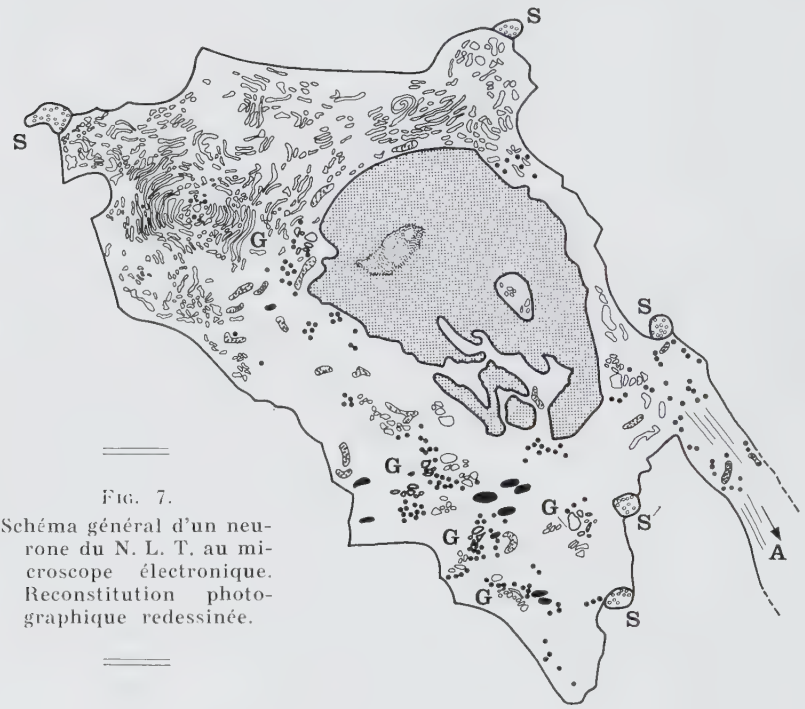



FIG. 7.
Schéma général d'un neurone du N. L. T. au microscope électronique. Reconstitution photographique redessinée.

en fonction de l'âge. Ils présentent les mêmes caractéristiques de structure et de taille, quels que soient l'âge, le sexe ou l'état des Poissons étudiés.

En dehors des zones occupées par le corps de Nissl, les granules élémentaires sont disséminés dans toutes les parties du cytoplasme; leur abondance est plus grande à proximité des complexes golgiens.

*c) Structure fine des neurosécrétions du noyau latéral du tuber.* — Leur structure (pl. XI *a*) est comparable à celle des granules du noyau préoptique. Chaque granule, de forme presque sphérique, est constitué d'une substance très osmiophile, de texture faiblement granuleuse, formant un corps central dense entouré d'un espace clair de 120 Å environ, limité vers l'extérieur par une fine membrane osmiophile de 20 à 70 Å d'épaisseur.

Leur diamètre moyen est assez constant. La mesure de 200 granules à un grossissement de 27 500 fournit une valeur moyenne de 1 045 Å environ. Les neurosécrétions du noyau préoptique de la Truite, mesurées selon les mêmes procédés et au même grossissement, ont un diamètre moyen de 1 475 Å. La différence de taille est de l'ordre de 30 %. Cette différence de taille des granules élémentaires apparaît nettement sur la planche XII où la coupe intéresse à la fois un axone d'origine préoptique et un neurone du noyau latéral du tuber.

Les rapports entre neurosécrétion et appareil de Golgi sont tout à fait analogues à ceux décrits dans les neurones préoptiques. Les structures golgiennes, très développées, forment un réseau de complexes vésiculaires typiques, à proximité desquels semble se faire l'individualisation des neurosécrétions. La zone périgolgienne contient en effet une très grande quantité de vésicules de taille très variable; les vésicules les plus fines faisant partie du complexe vésiculaire golgien lui-même. Les images observées suggèrent qu'un processus de densification du contenu intervient lors de leur accroissement.

Le cytoplasme contient encore un certain nombre de corps ovoïdes osmiophiles (Pl. XIII) d'environ 0,4 $\times$ 0,6 $\mu$ de diamètre et d'aspect comparable à celui des *corps osmiophiles* du N. P. O. de *Carassius* (Palay, 1960) et de la *Perche*.

*d) **Structure du noyau.*** — Il convient d'insister particulièrement sur la structure du noyau. D'après plusieurs études histologiques (Palay, 1943; Hild, 1950; Stahl, 1957) faites sur différentes espèces, il présenterait, en plus des invaginations cytoplasmiques, des inclusions nucléaires spéciales (voir Scharrer, 1935). Brehm (1958) signale uniquement la présence d'invaginations cytoplasmiques.

Tableau III. — Diamètre des grains de neurosécrétion dans le noyau latéral du tuber de *Salmo irideus*

| Cas N° | Nombre de grains mesurés | Diamètre des grains dans le N. L. T. | Moyenne générale |
|---|---|---|---|
| 262 * | 50 | 980 | |
| 276 | 100 | 1 035 | 1045 ± 80 |
| 281 | 50 | 1 125 | = ± 8 % |

* Truite immature.

En fait, on constate, au microscope électronique, que le noyau présente son aspect homogène habituel. Ses contours sont très irréguliers. De profondes invaginations cytoplasmiques sont enfermées par des lobes nucléaires bien délimités. Ces îlots « intranucléaires » restent en communication avec le reste du cytoplasme par un fin pédoncule ou par une fente (pl. XI *d*). Leur composition est identique à celle du cyto-

plasme de la zone périnucléaire, sauf dans quelques cas où nous avons décelé un fin précipité fibrillaire (pl. XI *c*). De tels précipités existent dans d'autres parties du neuroplasme et même dans d'autres types cellulaires. Ils ne sont donc pas spécifiques de ces inclusions. Ils pourraient expliquer l'existence de zones ou corps acidophiles dont la présence est constatée en histologie à l'intérieur des inclusions. Les fibrilles osmiophiles sont très fines (pl. XI *c*); elles ne présentent pas de périodicité nette à fort grossissement. Les territoires de nature fibrillaire ne sont pas délimités par rapport au cytoplasme qui les entoure.

La nature de ces précipités et leur genèse restent à préciser.

La genèse des neurosécrétions se fait dans ces enclaves à un rythme qui ne diffère pas sensiblement de celui constaté dans la zone périnucléaire. La densité en granules est la même à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclave. Elles se forment au voisinage de complexes golgiens nettement définis. Leur développement est très variable. Dans certaines inclusions, plusieurs grandes vésicules golgiennes distendues occupent la presque totalité de l'espace. L'image qui en résulte est celle d'une vacuole intranucléaire bien visible sur les coupes semi-fines correspondantes (pl. XI *b*). Les neurones du N. L. T. envoient d'importants prolongements vers l'intérieur de l'hypothalamus (pl. XIV).

De nombreux dendrites renfermant tous les constituants cellulaires et présentant notamment un ergastoplasme développé prolongent le corps du neurone. Le départ de l'axone, par contre, ne renferme pas d'ergastoplasme, mais un réticulum endoplasmique assez abondant. On distingue encore des complexes golgiens typiques avec leur cortège de granules élémentaires dans la partie tout à fait proximale de l'axone. Les neurofilaments sont abondants (pl. XIV *a*).

### *III. — RAPPORTS AVEC LE SYSTÈME NERVEUX*

D'après nos observations, les neurones du noyau latéral du tuber sont en relation avec d'autres parties du système nerveux. Quelques synapses axosomatiques ont pu être mises en évidence sur ces neurones (pl. XIV *b*). Leur nombre nous a cependant semblé moins important que sur les neurones du noyau préoptique.

*CHAPITRE III*

# TAILLE DES NEUROSÉCRÉTIONS DANS L'ENSEMBLE DU SYSTÈME PRÉOPTICO-HYPOPHYSAIRE

## ET COMPARAISON DES DEUX TYPES DE NEUROSÉCRÉTION DU NOYAU PRÉOPTIQUE ET DU NOYAU LATÉRAL DU TUBER

### *DÉTERMINATION DE LA TAILLE DES NEUROSÉCRÉTIONS*

Dans les travaux cités précédemment, l'évaluation de la taille des grains restait très sommaire (voir tableau IV). Les grains de neurosécrétions étaient simplement caractérisés par la taille maxima et minima des sections observées. D'après ces évaluations approximatives, on pouvait penser que les différentes neurosécrétions étaient constituées de grains d'un diamètre très voisin. Quelques données plus précises basées sur la mesure d'un certain nombre de grains ont été apportées par Gerschenfeld et coll. (1960). Kobayashi et coll. (1962) donnent un inventaire des différentes structures vésiculaires et granulaires trouvées dans un certain nombre de coupes d'axones. Leurs courbes représentent seulement une analyse quantitative des structures vésiculaires et granulaires contenues dans les terminaisons nerveuses de l'éminence médiane et de l'hypophyse postérieure.

Nous avons tenté de déterminer dans quelle mesure le diamètre des granules élémentaires pouvait constituer une caractéristique du type de neurosécrétion et dans quelle mesure le diamètre d'un type de neurosécrétion pouvait varier chez les différentes espèces.

Il s'agit donc, pour nous, d'établir quel est le diamètre maximum moyen des grains de neurosécrétion, à l'aide d'une série de mesures du diamètre des sections. Dans le cas général, ce problème est assez difficile à résoudre en raison de l'interférence de l'effet de coupe avec la variabilité normale de la population des grains.

Dans le cas particulier de l'observation des grains élémentaires au microscope électronique, le problème est plus simple en raison des paramètres utilisés. Sur la figure 8 il apparaît que l'épaisseur de coupe (400 Å) représente entre la moitié et le tiers du diamètre des grains à mesurer. De plus, l'observation des coupes au microscope électronique ne met en évidence que le plus grand diamètre de chaque section.

Dans ces conditions, de très nombreuses sections contiennent le diamètre de la sphère à laquelle elles appartiennent. Il est intéressant de tenir compte de l'apparence des sections des grains. Celles qui présentent un liséré clair, net, entre le corps central et la membrane limitante, passent par la région équatoriale du grain (fig. 8 ZC). En ne considérant que le tiers supérieur des valeurs obtenues par mesure d'une population de sections de grains, on élimine pratiquement l'effet de coupe. Les sections de faible diamètre représentent en grande partie

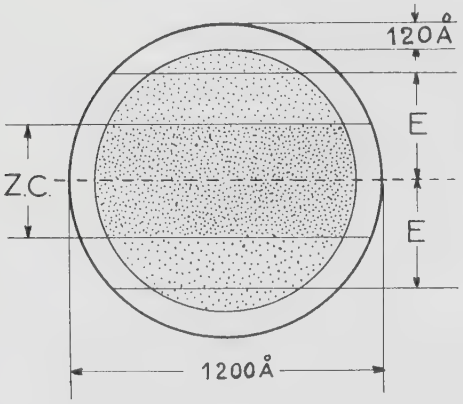



Fig. 8.
Représentation schématique d'un grain de neurosécrétion. *ZC :* zone centrale. Les coupes, dans cette partie, présentent le liséré marginal. *E :* épaisseur des coupes fines.

les calottes des grains de plus grand diamètre et quelques sections équatoriales de grains de faible diamètre. L'erreur introduite par leur élimination est assez faible.

Le diamètre des grains calculé d'après cette méthode ne représente donc pas exactement le diamètre moyen de la population de grains de neurosécrétion. Il peut cependant être utilisé en pratique pour caractériser une neurosécrétion. Nous le désignons comme diamètre maximum moyen.

### *1° Technique de mesure.*

Les mesures sont faites sur des clichés électroniques pris au grossissement de 10 000, agrandis sur papier jusqu'à 27 500 fois, à l'aide d'une loupe dont le grossissement est de 10 fois. Un micromètre oculaire à 10 unités par millimètre sert d'échelle de lecture. Dans ces conditions, l'appréciation du diamètre d'une section de grain peut se faire à une unité de mesure près, c'est-à-dire à $\pm$ 36 Å.

En règle générale, 100 mesures sont faites pour chaque cas ou à chaque niveau. Nous avons choisi de préférence des sections montrant le liséré blanc entre la masse osmiophile centrale et la membrane externe. De telles coupes contiennent le diamètre maximum du grain auquel ils appartiennent.

### 2° *Homogénéité de la population des grains.*

On connaît la courbe de la fréquence des sections de différents diamètres intermédiaires lorsque la coupe passe par une population de sphères de même diamètre (Wetzstein, 1957). Par comparaison du

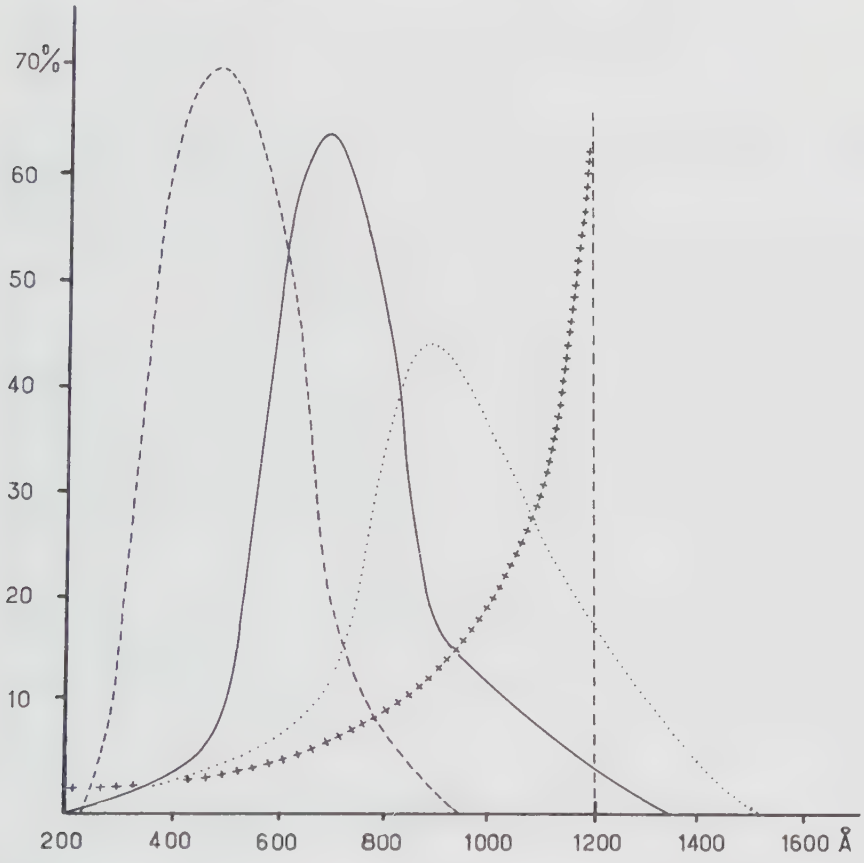



Fig. 9. — Analyse du diamètre des sections de grains dans les 3 secteurs de la neurohypophyse.

Secteur crânial -----; secteur moyen ———; secteur caudal ..... Coupe théorique de la fréquence des coupes dans des sphères de 1 200 Å ++++++.

diagramme de fréquence obtenu par mesure de 100 sections représentant l'inventaire total de plusieurs carrés de 2 × 2 cm avec la courbe théorique, on constate une différence très nette du tracé (fig. 9). Nous pouvons en conclure que les sections de grains de neurosécrétion que nous étudions n'appartiennent pas à une population de grains de même diamètre. L'analyse plus détaillée du degré d'hétérogénéité n'est pas possible. Toutes les courbes de fréquence que nous pouvons obtenir

reflètent l'effet de coupe, qui varie dans une certaine mesure avec le rapport épaisseur de coupe, diamètre de la sphère et en fonction de la variation du diamètre des sphères.

La méthode que nous venons de décrire nous a permis d'aborder un certain nombre de problèmes biologiques. Il y a tout d'abord le problème de la spécificité de la taille des grains.

### *3° Spécificité de la taille moyenne des grains.*

La comparaison du diamètre maximum moyen des grains chez les deux espèces que nous avons étudiées : *Perca fluviatilis* L. et *Salmo irideus* Gibb., montre qu'il y a une différence de la taille maxima moyenne des grains élémentaires de neurosécrétion du noyau préoptique. Chez *Perca*, le diamètre moyen des grains de neurosécrétion dans les neurones du noyau préoptique est de l'ordre de 1 295 Å, alors que chez *Salmo* il est de l'ordre de 1 475 Å environ.

En l'absence d'un nombre suffisant de mesures directes sur les neurones du noyau préoptique de la Truite, les trois séries de mesures servant à établir la moyenne générale sont prises au niveau de la neurohypophyse postérieure. Les résultats obtenus sur la Perche justifient cette façon de procéder. Il existe une certaine analogie avec d'autres cellules glandulaires. Les grains acidophiles des cellules hypophysaires mesurent 350 mμ chez le Rat et seulement 250 mμ chez le Guppy.

Il n'est pas certain qu'une telle différence puisse être définie chez toutes les espèces de Vertébrés. Le tableau IV montre en effet que le diamètre des grains de neurosécrétion des espèces de Vertébrés et d'Invertébrés, actuellement étudiés, est compris entre 1 000 et 2 000 Å.

### *4° Etude des granules élémentaires au cours du transport intra-axonal.*

Les grains de neurosécrétion formés au voisinage des complexes golgiens (pl. XIV *a, b, c, d*) sont entraînés par le courant axoplasmique vers l'extrémité distale de l'axone. On peut se demander si leur formation et leur maturation sont achevées à leur sortie du neurone. Un apport ou une perte de matériel au cours du transport se traduirait par une modification du diamètre des grains.

Nous avons comparé la taille des grains du péricaryon avec celle des grains de la partie subterminale des axones correspondants. Les résultats obtenus chez *Perca fluviatilis* et chez *Salmo irideus* sont consignés dans le tableau V.

Dans tous les cas étudiés, la taille des grains de neurosécrétion reste constante tout au long du système préoptico-hypophysaire. Nous avons

cependant noté qu'il pouvait y avoir une diminution de la taille des grains dans la partie terminale des axones. Il importe donc de faire les mesures des grains sur des coupes d'axones situées à quelque distance de leur extrémité.

En ce qui concerne les Poissons, l'hypothèse d'une maturation des grains morphologiquement décelable ne peut donc être retenue. La constance de la taille des grains élémentaires constitue, en fait, une vérification des conclusions de l'étude cytologique du péricaryon. L'origine exclusivement proximale du neurosécrétat affirmée sur la base d'études histologiques, histophysiologiques et expérimentales, se trouve confirmée par l'étude directe des différentes parties du système préoptico-hypophysaire au microscope électronique. Il est probable que ces axones interviennent uniquement pour le transport, le stockage et la libération de ces substances.

Nos résultats s'opposent à ceux de Gerschenfeld et coll. (1960) qui ont trouvé que le diamètre des neurosécrétions augmente de 600 Å à 1 500 Å au cours du transport de l'infundibulum vers la neurohypophyse. Ces auteurs n'ont d'ailleurs considéré qu'une partie du faisceau préoptico-hypophysaire. Leurs mesures du diamètre des grains de la partie proximale du faisceau sont faites au niveau de l'infundibulum et non dans les neurones préoptiques mêmes. Dans ces conditions, il est difficile de déterminer si ces grains cheminent dans des axones du faisceau préoptico-hypophysaire.

Notre étude comparative des neurosécrétions du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber montre qu'il existe une nette différence de taille des grains élémentaires dans ces deux systèmes. Il n'est donc pas impossible que les neurosécrétions mesurées dans la région infundibulaire appartiennent, en fait, à un autre système neurosécréteur qui reste à déterminer.

L'analyse de la variation de la taille des granules élémentaires ne peut pas donner une idée très précise de l'évolution de leur contenu au cours du trajet intra-axonal. Il semble notamment y avoir une relation entre le contenu en hormones et l'osmiophilie des granules élémentaires. Heller et Lederis (1962) pensent que l'osmiophilie réduite des granules observée dans la neurohypophyse de jeunes lapins explique la faible activité ocytocique et vasopressique des extraits. Ce facteur, certes important, n'est qu'en partie responsable de la faible teneur de la posthypophyse en principes actifs. Chez les jeunes alevins de 15 jours, nous avons pu constater que les granules de neurosécrétions étaient moins osmiophiles que chez l'adulte mais, qu'en plus, leur densité dans la neurohypophyse restait encore loin en dessous de la normale. Dans une étude générale à but quantitatif, plusieurs facteurs devraient pouvoir être considérés : la taille des granules, leur osmiophilie et leur nombre par unité de volume. L'étude des deux derniers reste à l'heure actuelle difficile, voire impossible avec les moyens disponibles. Cette constatation situe assez exactement les limites que nous devons donner à l'interprétation de nos résultats sur la constance de la

TABLEAU IV. — TAILLE DES GRANULES ÉLÉMENTAIRES DE NEUROSÉCRÉTION

*I. — Dans la neurohypophyse.*

| AUTEURS | ANNÉE | CLASSE | ESPÈCE | Ø DES GRANULES |
|---|---|---|---|---|
| | | *Mammifères.* | | |
| PALAY | 1955 | | Rat. | 1 000 Å |
| GREEN et VAN BREEMEN | 1955 | | Chat. | 1 000-6 000 Å |
| BARGMANN et KNOOP | 1957 | | Chien, Chat. | 1 200-1 800 Å |
| FUJITA | 1957 | | Chien. | 1 000-3 000 Å |
| HARTMANN | 1958 | | Rat. | 1 000-1 800 Å |
| BRETTSCHNEIDER | 1958 | | Rat. | 1 000-2 000 Å |
| | | *Oiseaux.* | | |
| DUNCAN | 1956 | | Poule. | 1 000-2 000 Å |
| KOBAYASHI et coll. | 1961 | | *Melopsittacus u.* | 600-1 750 Å |
| | | *Reptiles.* | | |
| BARGMANN, KNOOP et THIEL | 1957 | | *Tropidonotus.* | 1 500-3 000 Å |
| | | *Amphibiens.* | | |
| GERSCHENFELD, TRAMEZZANI et DE ROBERTIS | 1960 | | Crapaud. | Hypothalamus 620 Å<br>Infund. 1 350 Å<br>Neurohyp. 1 500 Å |
| | | *Poissons.* | | |
| LEGAIT et LEGAIT | 1958 | | *Cyprinus carpio.* | 1 000-1 800 Å |
| BARGMANN et KNOOP | 1960 | | *Gadus m.*<br>*Cottus bubalis.*<br>*Anguilla ang.* | 700-1 800 Å<br>600-1 700 Å<br>600-1 400 Å |
| FOLLENIUS | 1962 | | *Perca fluviatilis.* | ~ 1 295 |
| FOLLENIUS | 1962 | | *Salmo irideus.* | ~ 1 475 |

| Auteurs | Année | Ordre | Espèce | Noyau étudié | ø des granules |
|---|---|---|---|---|---|
| | | *Mammifères.* | | | |
| Barry | 1957 | | Lapin, Souris. | N. S. O. | 500-1 000 Å |
| Murakami | 1962 | | Souris. | N. S. O. | 1 000-2 000 Å<br>+4 000-6 000 Å |
| | | *Amphibiens.* | | | |
| Bern, Nishioka et Hagadorn | 1961 | | *Rana pipiens.* | N. P. O. | 1 500 Å |
| | | *Poissons.* | | | |
| Palay | 1960 | | *Carassius aurat.* | N. P. O. | 1 000 Å<br>+ 1 µ |
| Follenius et Porte | 1962 | | *Perca fluviatilis.* | N. P. O. | 1 150 Å<br>+ 0,4-0,6 µ |
| Follenius | 1962 | | *Salmo irideus.* | N. P. O. | ~1 475 Å |
| Follenius | 1962 | | *Salmo irideus.* | N. L. T. | ~1 045 Å |

Tableau V. — Diamètre des grains de neurosécrétion dans la voie préoptico-hypophysaire de *Perca fluviatilis* et *Salmo irideus*

| Espèces | Cas N°s | Nombre de grains mesurés | ø des grains N. P. O. | Moyenne générale | Nombre de grains mesurés neurohypoph. | ø grains neurohypoph. | Moyenne générale |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Perca fluviatilis* ..... | 236 | 100 | 1 285 | 1 290 | 100 | 1 250 | |
| | 240 | 25 | 1 175 | ± 120 | 100 | 1 230 | 1 295 ± 110 |
| | 261 | 100 | 1 410 | = ± 9 % | 100 | 1 405 | ± 9 % |
| *Salmo irideus* ..... | 41 | — | — | — | 100 | 1 450 | — |
| | 277 | — | — | — | 100 | 1 600 | — |
| | 278 | 50 | 1 460 | — | — | — | 1 475 ± 127 |
| | 281 | — | — | — | 100 | 1 370 | ± 8 % |

taille des grains dans les systèmes neurosécréteurs. Ils ne permettent pas d'exclure à priori l'hypothèse d'une maturation physiologique des granulations au cours de leur trajet. Les preuves en faveur d'une synthèse intra-axonale de la vasopressine (Sachs, 1959, 1961) ne sont qu'indirectes. A la suite d'une injection de cystéine au $S^{35}$, la comparaison des activités spécifiques de l'hypothalamus et de la neurohypophyse donne un rapport très faible (2-3/1), ce qui suggère à l'auteur l'interprétation d'une synthèse progressive de cette substance sur toute la longueur de l'axone. Les travaux de Heller et Lederis (1962) ayant montré que les activités vasopressiques et ocytociques sont localisées au niveau des grains élémentaires, il s'agit de déterminer si un tel processus de synthèse échappe totalement à l'analyse de leur structure submicroscopique. On pourrait notamment s'attendre à un accroissement de la taille des grains, ou à une augmentation de leur osmiophilie à la suite de la formation de nouvelles quantités du complexe protéine support - principe actif.

### *5° Comparaison du diamètre des neurosécrétions du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber.*

Cette comparaison a pu être faite chez la Truite. On constate que les deux types de neurosécrétions sont caractérisés par une taille maxima moyenne nettement différente. Les grains élémentaires du système préoptico-hypophysaire mesurent en moyenne 1 475 Å, alors que ceux du noyau latéral du tuber ne mesurent en moyenne que 1 045 Å (tableau III).

Cette différence de taille de l'ordre de 30 % entre les deux types de neurosécrétions apparaît nettement sur la planche XII qui représente une coupe d'un axone préoptique passant au voisinage d'un neurone du noyau latéral du tuber.

*CHAPITRE IV*

# LA VASCULARISATION HYPOPHYSAIRE CHEZ QUELQUES POISSONS TÉLÉOSTÉENS

## *I. — GÉNÉRALITÉS*

Nos idées concernant les relations hypothalamo-hypophysaires chez les Vertébrés ont été profondément influencées par les travaux anatomiques qui ont établi l'existence d'une liaison vasculaire entre la région infundibulaire et la pars distalis de l'hypophyse.

### *1° Définition du système porte.*

Chez les Mammifères, où les premiers travaux sur ce sujet (Popa et Fielding, 1930; Wislocki et King, 1936) ont été réalisés, on peut décrire schématiquement la vascularisation hypophysaire de la façon suivante :

Les artères hypophysaires supérieures ou infundibulaires et moyennes alimentent un réseau capillaire (plexus primaire) situé entre la pars tuberalis et l'éminence médiane. Des anses capillaires longues ou courtes partent de la partie moyenne de ce plexus et pénètrent dans l'éminence médiane où elles entrent en contact très intime avec certaines fibres nerveuses. Le sang ayant passé dans ce réseau est collecté par un certain nombre de veines portes.

Les veines portes longues collectent la partie moyenne du réseau, c'est-à-dire celle qui est au contact de l'éminence médiane. Elles se capillarisent à nouveau dans la partie médiane de la pars distalis et forment le plexus secondaire.

Des veines portes courtes collectent le sang de la partie latérale et latéro-dorsale du réseau primaire. Elles se rendent directement dans les ailes latérales de la pars distalis.

Il existe un deuxième système porte moins important entre le lobe nerveux (processus infundibulaire) et la partie dorsale de la pars distalis. Quelques vaisseaux franchissant la limite entre le lobe nerveux

et l'adéno-hypophyse ont été décrits par plusieurs auteurs (Landsmeer, 1947; Daniel et Prichard, 1956; Duvernoy, 1958; Miraglia, 1958). La pars distalis reçoit également un apport artériel direct d'importance variable chez les différentes espèces (*Serpents :* Enemar, 1960; *Oiseaux :* Assenmacher, 1952; Grignon, 1956; *Mammifères :* Wislocki et King, 1936; Wislocki, 1938; Harris, 1947; Mc Connel, 1953; Miraglia et coll., 1960).

Des études comparatives (Wingstrand, 1951; Green, 1951; Hasegawa, 1960; Lenys, 1962) ont montré qu'un dispositif vasculaire analogue existe chez la plupart des Vertébrés. Des liaisons vasculaires plus ou moins différenciées entre la région infundibulaire et l'adénohypophyse ont été décrites chez les Oiseaux (Assenmacher, 1952), les Reptiles (V. Enemar, 1960), les Amphibiens (Green, 1947; Cruz, 1956) et, récemment, chez les Sélaciens (Mellinger, 1960; et Meurling, 1960) et chez les Dipneustes : *Protopterus annectens* (Wingstrand, 1956; Godet, 1961).

### 2° *Problèmes posés par la vascularisation hypophysaire des Poissons téléostéens.*

Chez les Poissons téléostéens, par contre, la disposition du système vasculaire diffère nettement. On sait depuis Green (1951) que du point de vue anatomique la vascularisation hypophysaire des Téléostéens ne peut être considérée comme un système porte. L'existence de fibres nerveuses d'origine hypothalamique dans toutes les régions de l'adénohypophyse (Bretschneider et de Wit, 1947; Metuzals, 1952), chez la *Bouvière* (Hild, 1950), chez la *Tanche* (Bargmann, 1953), chez *Gadus morhua* (Da Lage, 1958), chez l'*Hippocampe* (Stutinsky, 1955) et chez plusieurs espèces de Téléostéens (Legait, 1957) pouvait faire penser que les Téléostéens occupaient une place à part quant au mécanisme des relations hypothalamo-hypophysaires. On pouvait, en effet, admettre qu'en l'absence de relais vasculaire assuré par un système porte, le contrôle hypothalamique de l'adénohypophyse s'exerçait essentiellement par voie nerveuse.

L'autre alternative, proposée par Green (1951), attribue au réseau vasculaire, qui fait la liaison entre la neuro- et l'adénohypophyse, un rôle équivalent à celui du système porte des autres Vertébrés.

Les techniques anatomiques classiques complétées par des observations à l'échelle submicroscopique, pour ce qui est des détails, apportent des arguments précieux au débat sur le rôle fonctionnel du système vasculaire dans l'hypophyse des Téléostéens.

L'appréciation de la part respective des deux systèmes, dans la réalisation du contrôle neurohumoral de l'adénohypophyse, suppose d'abord des connaissances anatomiques précises en ce qui concerne le système vasculaire. Son rôle fonctionnel dépend de la localisation des diffé-

rents types de terminaisons nerveuses à l'intérieur de l'adénohypophyse et en particulier sur les capillaires.

Les premières observations micro-anatomiques (Barry et Cotte, 1961; Kobayashi et coll., 1961; Mellinger, Follenius et Porte, 1962) faites au niveau du plexus primaire apportent la preuve de l'existence de terminaisons nerveuses neurosécrétoires et banales. Sur les capillaires de ce plexus, les formations terminales présentent une structure tout à fait analogue à celle des jonctions neurovasculaires du lobe postérieur. On considère qu'à leur niveau les substances d'origine nerveuse et notamment les neurosécrétions, dont l'origine exacte reste à déterminer, passent dans le courant sanguin. Ces travaux précisent remarquablement les modalités morphologiques d'un échange neurohumoral au niveau de l'éminence médiane ou des structures équivalentes, admis depuis longtemps (Harris, 1947) sur la base d'arguments surtout physiologiques.

De telles observations font encore défaut pour l'hypophyse des Téléostéens. Seule la mise en évidence de jonctions neurovasculaires sur la partie proximale du réseau vasculaire permettrait d'admettre l'intervention du système vasculaire dans le contrôle de l'adénohypophyse.

### *3° Travaux antérieurs concernant l'anatomie de la vascularisation hypophysaire des Poissons.*

Les études spécialement consacrées à l'anatomie du système vasculaire de l'hypophyse des Téléostéens sont assez peu nombreuses. Elles étaient souvent basées sur l'examen des coupes sériées après injection à l'encre de Chine et se réduisaient le plus fréquemment à une description assez sommaire.

Des descriptions très fragmentaires, donnant surtout la densité en capillaires des différents lobes adéno-hypophysaires, se trouvent dans les études histologiques et histophysiologiques.

Il apparaît qu'en 1954 (Olivereau) des schémas de la vascularisation hypophysaire ne sont connus que pour deux espèces : *Rhodeus amarus* (Dudok, de Wit et Bretschneider, 1947) et *Esox lucius* (Diepen, 1953). Ces deux schémas, qui de l'avis de Diepen concordent, ont malgré leurs imperfections servi pendant longtemps de référence en ce qui concerne la vascularisation hypophysaire de l'ensemble des Téléostéens (V. Pickford et Atz, 1957; Vivien dans Grassé, t. XIII, p. 1522).

Depuis, Da Lage (1958) a particulièrement étudié la disposition du réseau vasculaire dans l'hypophyse de l'Hippocampe.

La revue des principaux travaux ayant donné lieu à la publication des schémas détaillés cités plus haut montrait que l'anatomie du système vasculaire semble présenter un certain nombre de variations.

Cela nous a conduit à entreprendre l'étude précise de la vascularisation chez différentes espèces assez éloignées les unes des autres du

point de vue systématique. De leur comparaison, nous pouvons tirer un schéma général donnant les principales caractéristiques de la vascularisation hypophysaire des Poissons téléostéens. Il apparaît notamment que si les différents dispositifs vasculaires présentent d'importantes variations quant à leur topographie, ils représentent, en fait, des variantes d'un même thème que nous allons essayer de dégager.

## *II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES*

### *a) Matériel utilisé.*

— Les espèces suivantes ont été étudiées (1) :

1° Isospondyles :

Salmonidæ ..... *Salmo irideus* (I 12) (IH 2) (H 11).

2° Cypriniformes :

a) Cyprinidæ ..... *Phoxinus lævis* Agass. (I18) (IH 6) (H 10).
*Leusciscus rutilus* L. (I 3) (IH 4) (H 4).
*Rhodeus amarus* L. (17) (IH 4) (H 8).
*Carassius vulgaris* N. (I 10) (IH 3) (H 4).

b) Siluridæ ..... *Ameiurus nebulosua* Raf. (I 3) (IH 1) (H 3).

3° Cyprinodontiformes :

Cyprinodontidæ ..... *Panchax lineatus* (I 10).
*Xiphophorus helleri* H. (I 25) (H 30).
*Lebistes reticulatus* R. (I 20) (H 70).

4° Perciformes :

Percidæ ..... *Perca fluviatilis* L. (I 12) (H 6).

5° Syngnathes :

*Hippocampus guttulatus* Cuv (I 5) (H 3).

*b) Morphologie de la région hypophysaire.* — Les rapports topographiques de l'hypophyse et des structures crâniennes sont extrêmement variables dans les différents groupes de Téléostéens. Nous nous limiterons à l'examen des exemples qui nous intéressent particulièrement. La disposition la plus simple se rencontre dans l'ordre des Cyprinodontiformes, chez lesquels le myodome est peu ou pas développé. L'hypophyse se trouve, dans ce cas, dans la cavité crânienne.

Chez la Perche et chez la Truite, elle se situe dans une dépression faisant saillie dans le myodome. Cette dépression est limitée vers le myodome par une paroi conjonctive.

L'hypophyse est complètement enfermée dans le myodome chez les Cypriniformes. Chez ces espèces, la tige hypophysaire traverse le septum membraneux qui ferme le myodome vers le haut; l'hypophyse elle-même est directement en contact avec les muscles oculaires.

(1) (I) Poissons étudiés après injection; (IH) Poissons étudiés après injection et par la méthode histologique; (H) Poissons étudiés par la méthode histologique.

La présence ou l'absence de myodome a une certaine influence sur la topographie vasculaire de la région hypophysaire.

*c) Terminologie.* — Dans nos descriptions, nous utiliserons la nomenclature des vaisseaux utilisée en anatomie générale. Elle diffère sur bien des points de celle couramment utilisée en anatomie humaine et dans les travaux concernant les Mammifères. Les travaux de Hafferl (1933), Krzanowska (1954) et de Grodzinsky et Hoyer (1938), traitant plus spécialement de la vascularisation céphalique des Poissons, nous ont servi de base pour désigner les différents vaisseaux. La principale différence entre les deux nomenclatures concerne les branches issues des artères carotides internes. Dans la nomenclature que nous utilisons, le cercle de Willis est formé par les deux artères cérébrales antérieures (rameaux communicants antérieurs des Mammifères) et par les deux artères cérébrales postérieures (rameaux communicants postérieurs). Les artères cérébrales antérieures donnent naissance de chaque côté à une artère rétinienne centrale, une artère épiphysaire et à un rameau communicant antérieur qui rejoint son homologue du côté opposé.

Des artères cérébrales postérieures partent les deux artères tecto-cérébelleuses et deux rameaux communicants postérieurs qui se rejoignent dans le plan médian au-dessus des lobes inférieurs (voir fig. 12).

Rappelons que chez les Mammifères, les artères cérébrales antérieures, médianes et postérieures partent du cercle de Willis et irriguent les hémisphères cérébraux.

## *III. — LES CONNEXIONS VASCULAIRES DE L'HYPOPHYSE*

### *1° Connexions artérielles.*

Le point de départ de la vascularisation artérielle du complexe hypophysaire n'est pas identique chez toutes les espèces.

*a) Connexions artérielles de l'hypophyse des Cyprinodontes.* — La disposition rencontrée chez les Cyprinodontiformes est représentée sur la figure 10 donnant une vue schématique de l'ensemble de la vascularisation craniale chez les Cyprinodontes.

*Le cercle céphalique* largement ouvert envoie vers l'avant deux carotides internes qui pénètrent dans le crâne par deux ouvertures très écartées, situées latéralement sous les deux muscles oculaires droits postérieurs. Dès son entrée dans la boîte crânienne, la carotide interne se divise en deux branches : l'artère cérébrale antérieure et postérieure. Cette dernière se replie dans le sens postéro-dorsal, contourne le bord antérieur du muscle droit postérieur et pénètre entre le mésencéphale et les lobes inférieurs au niveau de la sortie du nerf oculo-moteur commun.

*L'artère cérébrale antérieure* se dirige vers l'avant. Sur son trajet vers le chiasma optique, elle reste étroitement appliquée contre le plancher du crâne. Avant de passer au-dessus du nerf optique, elle envoie une artère optique irriguant la rétine. En avant du chiasma, les deux artères sont réunies par des rameaux communicants antérieurs.

De ce pont vasculaire partent : une artère médiane antérieure irriguant les corps striés et la partie antérieure du diencéphale; deux artères latérales pénétrant dans l'orbite; deux artères dorsales allant à l'épiphyse et à la toile choroïdienne antérieure.

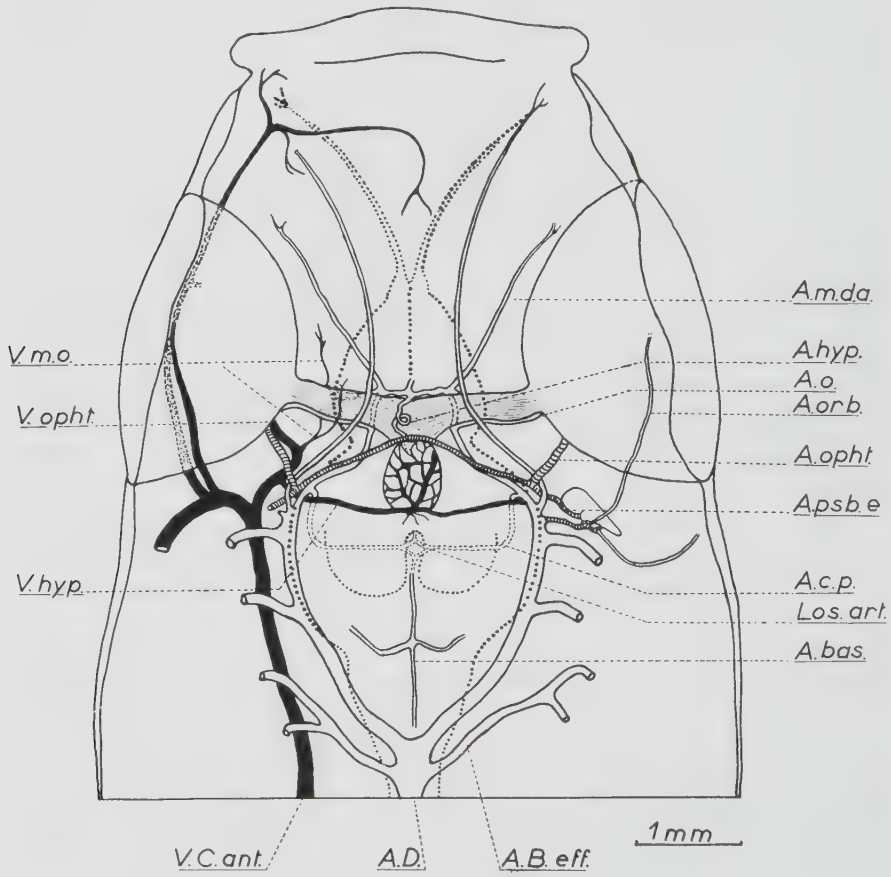



Fig. 10. — Schéma des principales artères et veines craniales de la tête des Cyprinodontes. Dessiné d'après une préparation rendue transparente. Le trajet des artères et des veines est supposé projeté dans le plan du plancher crânien. Les veines sont indiquées du côté gauche seulement.

*A. bas.* : artère basilaire; *A. c. p.* : artère cérébrale postérieure; *A. hyp.* : artère hypophysaire; *A. D.* : aorte dorsale; *A. B. eff.* : artère branchiale efférente; *A. m. d. a.* : artère du muscle droit antérieur; *A. o.* : artère optique; *A. orb.* : artère orbitaire; *A. opht.* : artère ophtalmique; *A. psb. e.* : artère pseudobranchiale efférente; *V. C. ant.* : veine cardinale antérieure; *V. hyp.* : veine hypophysaire; *V. m. o.* : veines des muscles oculaires; *V. opht.* : veine ophtalmique; *Los. art.* : losange artériel.

*L'artère hypophysaire* prend son départ en face de l'artère médiane antérieure. Elle se dirige vers l'arrière en passant sous le chiasma; plus loin, elle passe au-dessus de l'artère communicante du système

pseudo-branchial, puis elle entre directement dans l'hypophyse en avant de la tige.

Chez les Cyprinodontes, l'hypophyse ne reçoit aucune autre afférence artérielle. De plus, l'artère hypophysaire ne participe pas à l'irrigation de l'hypothalamus; elle ne présente aucun rapport direct avec la base de celui-ci.

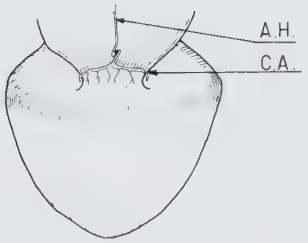
L'hypophyse des Siluridæ présente une alimentation artérielle du même type. Chez *Silurus glanis* (Krzanovska, 1954), l'artère hypophysaire prend également naissance sur l'artère communicante antérieure qui forme avec son homologue du côté opposé un losange artériel donnant naissance à l'artère proencéphalique médiane ou basilaire et à l'artère centrale du proencéphale. Le départ de l'artère hypophysaire se situe latéralement par rapport au point de bifurcation de l'artère communicante antérieure.

Nos observations faites sur *Ameiurus nebulosus* nous ont permis de retrouver cette disposition. L'artère hypothalamique passe sous le chiasma; peu avant son entrée dans l'hypophyse, elle donne une artère centrale du diencéphale, puis l'artère hypophysaire se divise en deux branches qui forment un collier autour de la tige.

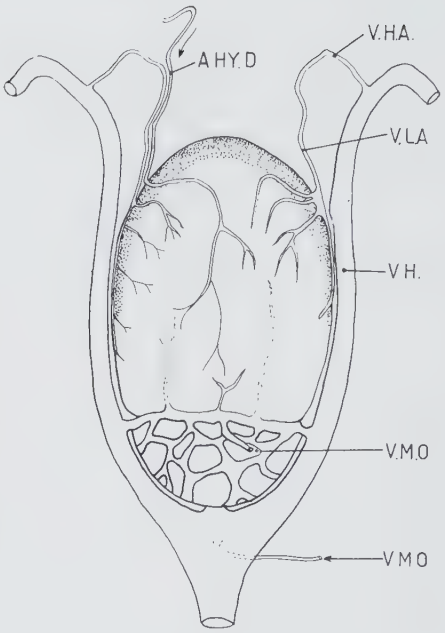
*b) Connexions artérielles chez les Cypriniformes.* — Chez les Cypriniformes, les rapports entre le système artériel de l'hypophyse et la base du diencéphale sont, à quelques détails près, identiques pour toutes les espèces que nous avons étudiées.

Notre description correspond à la disposition rencontrée chez *Rhodeus amarus* et chez *Phoxinus lævis* (fig. 11, *1, 2, 3*). L'origine et le trajet de l'artère hypophysaire que nous avons pu déterminer ne correspondent pas à ceux indiqués par Dudok, de Wit et Bretschneider (1947) pour cette espèce. En fait, le sang arrive à l'hypophyse par une artère hypothalamique médiane unique qui assure à la fois l'irrigation d'une grande partie de l'hypothalamus et celle de l'hypophyse. Dans la région rétrochiasmatique, elle donne naissance à une forte branche qui pénètre verticalement dans le diencéphale. Par analogie avec les artères centrales du pro-méso- et rhombencéphale définies par Krzanowska (1954), on peut désigner cette branche sous le nom d'artère centrale du diencéphale (= artère rétrochiasmatique médiane; Hasegawa, 1960). L'artère hypophysaire, formée par la partie terminale de l'artère hypothalamique médiane, est accolée à la base du diencéphale sur tout son trajet. Au niveau de la tige, elle se résout en six à huit capillaires très fins qui pénètrent dans la neurohypophyse après un parcours extrêmement contourné. Ce réseau capillaire superficiel s'étale surtout sur la face antérieure de la tige.

Il existe chez d'autres espèces de Cyprinidés, notamment chez *Carassius auratus* et chez *Leusciscus rutilus*. Chez *Carassius*, le réseau alimenté par une double fourche artérielle est situé sur le côté latéral de la tige. Bugnon et Lenys (1960) l'ont également décrit chez le Barbeau. Il convient cependant de noter qu'il est moins développé chez d'autres




1

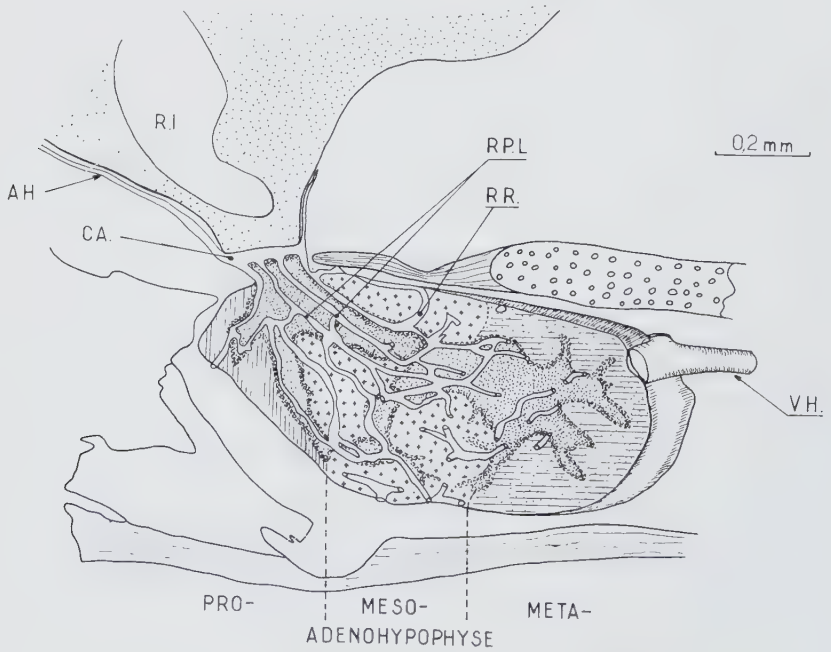



2

Fig. 11. — *1*, *2*, *3*. Vascularisation extra- et intrahypophysaire de *Phoxinus lævis* Agass.

*1*. Vue de la face antérieure de l'hypophyse et de l'hypothalamus. Dissection après injection. *A. H.* : artères hypophysaire; *C. A.* : collier artériel.

*2*. Face ventrale de l'hypophyse de *Phoxinus lævis*. Connexions artérielles et veineuses. Circulation veineuse superficielle. *A. HY. D.* : artère hypophysaire directe; *V.H.A.*: veine hypophysaire antérieure; *V.M.O.* : veine muscle oculaire.




*3*. Reconstitution de la circulation intrahypophysaire de *Phoxinus*. Dessin de plusieurs coupes en projection sur le plan sagittal. Injection à l'encre de Chine. L'injection de la partie postérieure est incomplète. *R. I.* : récessus infundibulaire; *V. H.* : veine hypophysaire; *R. P. L.* : réseau primaire longitudinal; *R. R.* : réseau radial.

Cyprinidés. Chez *Phoxinus lævis*, l'artère hypophysaire se divise en deux branches qui enserrent la tige hypophysaire (fig. 11, *1*). De cet anneau artériel partent 6-8 artérioles qui cheminent sur la partie antérieure de la tige avant de pénétrer dans le pars nervosa (fig. 12, *1*). Il se ferme à l'arrière sur un petit capillaire qui rejoint la circulation veineuse. Tout le sang apporté par l'artère hypophysaire ne passe donc pas par cet organe.

*c)* ***Alimentation artérielle de l'hypophyse de la Perche.*** — Chez certaines espèces de Téléostéens, la circulation artérielle de l'hypophyse n'est pas tributaire des artères cérébrales antérieures. C'est le cas pour

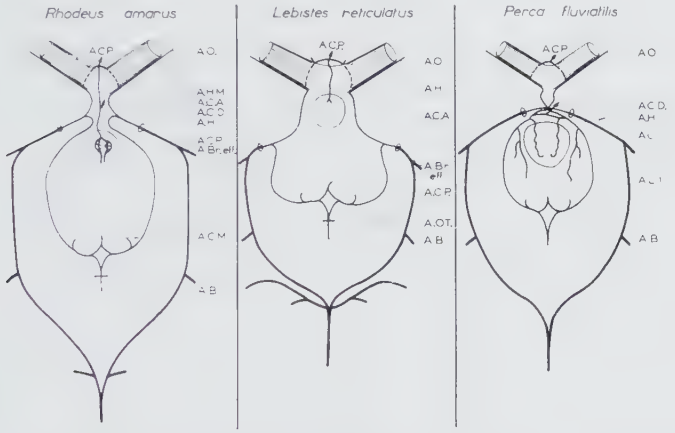



Fig. 12. — Comparaison de l'alimentation artérielle de l'hypophyse chez trois espèces de Téléostéens (pour l'explication des abréviations : dans registre général).

la Perche. Cette espèce possède un cercle céphalique fermé à l'avant. Les carotides internes fusionnent sur leur trajet à travers le myodome. L'hypothalamus est irrigué par une artère centrale du diencéphale formée par la fusion de deux artérioles dérivant de la partie proximale des deux artères cérébrales postérieures. L'hypophyse reçoit son sang par deux artérioles issues symétriquement des deux artères cérébrales postérieures. Leur point d'origine se situe après celui des artérioles de l'artère centrale du diencéphale. Sur certains échantillons, le point d'origine des deux systèmes est commun. Les deux artères hypophysaires n'entrent pas en contact avec l'hypothalamus. Elles viennent s'appliquer sur la face dorsale de l'hypophyse (fig. 19, *1*, *2*).

*d)* ***Alimentation artérielle de l'hypophyse de la Truite.*** Une disposition analogue est réalisée chez *Salmo irideus* (fig. 21, *1*, *2*). Les deux artères hypophysaires prennent leur départ sur la partie proximale de chaque artère cérébrale postérieure.

Elles s'appliquent étroitement contre la pro-adénohypophyse dès leur

individualisation (fig. 21, 2). On les voit ensuite cheminer vers la face supérieure du complexe hypophysaire. Sur leur trajet ascendant, elles donnent naissance à plusieurs branches, dont certaines pénètrent dans la partie antérieure de la tige, alors qu'une ou deux branches principales s'appliquent latéralement contre le pédoncule hypophysaire. Dans certains cas, une branche de l'artère hypophysaire se rend directement au lobe nerveux après avoir cheminé à la surface supérieure de l'hypophyse. L'hypothalamus inférieur reçoit le sang par l'artère hypothalamique médiane à trajet sous-chiasmatique. Chez cette espèce, cette artère ne contribue plus à l'irrigation de l'hypophyse.

On peut retenir de cette étude comparative de l'alimentation artérielle de l'hypophyse de quelques Téléostéens, qu'à côté des variations de détail mineures, il existe des différences importantes quant à son origine. Dans un premier groupe d'espèces appartenant aux Cypriniformes et aux Cyprinodontiformes, les artères hypophysaires sont alimentées par l'intermédiaire des artères cérébrales antérieures, alors que chez *Perca* et chez *Salmo irideus*, elles reçoivent le sang des artères cérébrales postérieures.

Nos exemples sont encore trop peu nombreux pour nous permettre de discuter du déterminisme de ces variations de l'anatomie vasculaire ou d'envisager de situer leur degré d'évolution respectif.

### 2° *Vascularisation artérielle directe de l'hypophyse des Poissons.*

On sait que chez certains Mammifères (Enemar, 1961) et Reptiles (Enemar, 1960), il existe un apport sanguin direct à la pars distalis. Son importance, difficile à évaluer, est selon la plupart des auteurs faible par rapport à l'apport assuré par le système porte. Son influence sur la physiologie endocrinienne n'est que très rarement considérée.

Chez les Poissons, l'étude de cette question est à peine entamée. Les espèces dont la vascularisation est connue suffisamment en détail sont peu nombreuses. En plus de *Rhodeus amarus* déjà cité, il faut encore mentionner l'*Hippocampe* étudié par Da Lage (1958), chez lequel l'alimentation artérielle directe de la pro-adénohypophyse n'entre pas en contact avec le lobe nerveux.

Cette question de la double entrée artérielle a particulièrement retenu notre attention. Son étude est délicate chez *Rhodeus* en raison de la disposition spéciale des artères et des veines dans le myodome en avant de l'hypophyse. Les deux carotides très rapprochées donnent plusieurs branches importantes; elles sont elles-mêmes entourées par un glomus carotidien assez dense dont le trajet exact reste très difficile à déterminer. Cet ensemble d'artères et de veines est enveloppé par un important tissu conjonctif qui rend l'observation et la dissection assez délicates.

L'étude des coupes histologiques ne permet pas de localiser avec cer-

titude le point de départ des vaisseaux quittant l'hypophyse vers l'avant. Leur nature artérielle ou veineuse reste donc à établir.

La disposition générale des vaisseaux de la région hypophysaire est plus favorable chez *Phoxinus lævis* et chez *Carassius vulgaris*.

Dans les deux espèces, nous avons pu mettre en évidence des départs veineux allant vers les veines hypophysaires, ainsi qu'une double arrivée artérielle à partir des artères cérébrales (fig. 11, 2).

### 3° *Les connexions veineuses.*

La veine hypophysaire située à l'arrière de l'hypophyse (au contact de la méta-adénohypophyse) draine l'ensemble de l'organe. Les circuits veineux peuvent différer d'une espèce à l'autre. Leur étude n'offre pas le même intérêt que celui de la vascularisation artérielle.

Chez les Cyprinodontes, le sang collecté par les veines hypophysaires superficielles (fig. 17) passe directement dans la veine hypophysaire qui l'achemine vers la veine cave antérieure.

Chez les Poissons possédant un myodome, des veines venant des muscles oculaires s'appliquent sur l'hypophyse et cheminent en surface sur celle-ci jusqu'à la veine hypophysaire. Cette disposition existe notamment chez *Rhodeus amarus*. D'après Dudok de Wit et Bretschneider (1947), ces veines seraient susceptibles de contribuer, dans une certaine mesure, à l'alimentation des sinus veineux de la méta-adénohypophyse.

Il s'agit d'une variante spécifique de la disposition des veines, à laquelle il convient, à notre avis, de ne pas attribuer une importance particulière dans la vascularisation hypophysaire.

Chez *Phoxinus lævis* (fig. 11, 2), l'hypophyse présente trois départs veineux. Le sang de la méta-adénohypophyse et de la partie caudale de la méso-adénohypophyse rejoint la veine hypophysaire à l'arrière, alors que la partie craniale de la méso-adénohypophyse et toute la pro-adénohypophyse sont drainées par deux départs veineux antéro-latéraux. Ces veines rejoignent la veine hypophysaire à sa sortie du myodome.

L'hypophyse de *Salmo irideus* (fig. 21) présente également un double départ veineux : la plus grande partie du sang est amenée à la veine hypophysaire par les veines collectrices superficielles, mais un deuxième départ se fait dans la région latéro-dorsale de la méta-adénohypophyse par l'intermédiaire de la veine du sac vasculaire. Cette deuxième voie aboutit sur les branches latérales de la veine hypophysaire.

### 4° *Rapports entre la vascularisation céphalique et hypophysaire.*

L'examen au microscope électronique confirme le trajet méningé des artères hypophysaires. Elles pénètrent dans le tissu nerveux de la neurohypophyse antérieure à la base du pédoncule hypophysaire.

Duvernoy (1958) et Török (1960) ont montré que chez certains Mammifères, le plexus capillaire primaire est en relation avec la circulation hypothalamique par un certain nombre d'anastomoses vasculaires. Une seule observation analogue vient d'être faite chez les Poissons. D'après Barrington (1960), deux voies artérielles différentes aboutissent dans l'hypophyse de *Phoxinus phoxinus*. En plus de l'artère hypophysaire médiane de cet auteur (elle correspond à notre artère hypothalamique médiane — artère hypophysaire) dont le trajet est intraméningé, il y aurait une artère hypophysaire latérale pénétrant directement à travers le pédoncule dans le centre du lobe nerveux. L'importance fonctionnelle de cette liaison est difficile à préciser; son existence n'est pas, de l'avis de l'auteur, tout à fait certaine. Son trajet n'a pu être déterminé sur tous les échantillons; son développement varierait sensiblement chez les différents individus.

D'après nos observations personnelles, faites aussi bien sur des échantillons injectés et rendus transparents que sur des coupes histologiques de pièces injectées, nous n'avons pu déceler de différence notable entre la vascularisation hypophysaire de *Phoxinus* et de *Rhodeus*. Sur aucun de nos échantillons, nous n'avons pu mettre en évidence l'artère hypophysaire latérale, telle qu'elle a été définie par Barrington. Cela nous a conduit à reprendre très rapidement la description de la vascularisation du diencéphale chez *Phoxinus* (fig. 13). Deux entrées artérielles principales, une antérieure et une postérieure, assurent l'irrigation du diencéphale.

Partant de la pointe antérieure du losange artériel, une artère unique pénètre vers l'avant dans le diencéphale. Elle se divise en deux branches paraventriculaires qui vont assurer à l'avant la vascularisation de la partie dorsale de chaque noyau préoptique. Deux artères partent de chaque côté du récessus infundibulaire; elles vont dans les lobes inférieurs, mais elles irriguent également une partie des parois latérales du diencéphale.

La deuxième entrée artérielle se situe en arrière du chiasma. Elle prend naissance sur l'artère hypothalamique inférieure (fig. 13); dès son entrée dans l'hypothalamus, elle donne naissance à un réseau capillaire qui parcourt les parois du tuber et celles de la partie inférieure de l'hypothalamus. Ce réseau capillaire envoie des boucles au voisinage de la tige hypophysaire, mais l'entrée dans la tige de capillaires appartenant à ce système n'a pas été observée. Ils sont drainés par des plexus veineux superficiels en rapport avec les veines cérébrales.

Les artérioles qui pénètrent dans le pédoncule partent de l'anneau artériel précédemment défini. Une ou deux artérioles pénètrent au centre du pédoncule d'où elles vont alimenter la région centrale de l'hypophyse. Cette liaison avec la partie latéro-dorsale de l'anneau artériel est assez difficile à établir. Sur des préparations incomplètement injectées, elle peut échapper.

Nos images diffèrent de celles décrites par Barrington sur un autre point. Nous n'avons pu mettre en évidence ni les anastomoses vascu-

laires entre les deux côtés de l'anneau artériel, ni le système spécial sous-infundibulaire.

Ces constatations permettent d'écarter l'hypothèse de l'existence de jonctions neurovasculaires intracérébrales pouvant intervenir dans le contrôle de l'activité hypophysaire.

L'autonomie de la vascularisation hypophysaire par rapport à celle

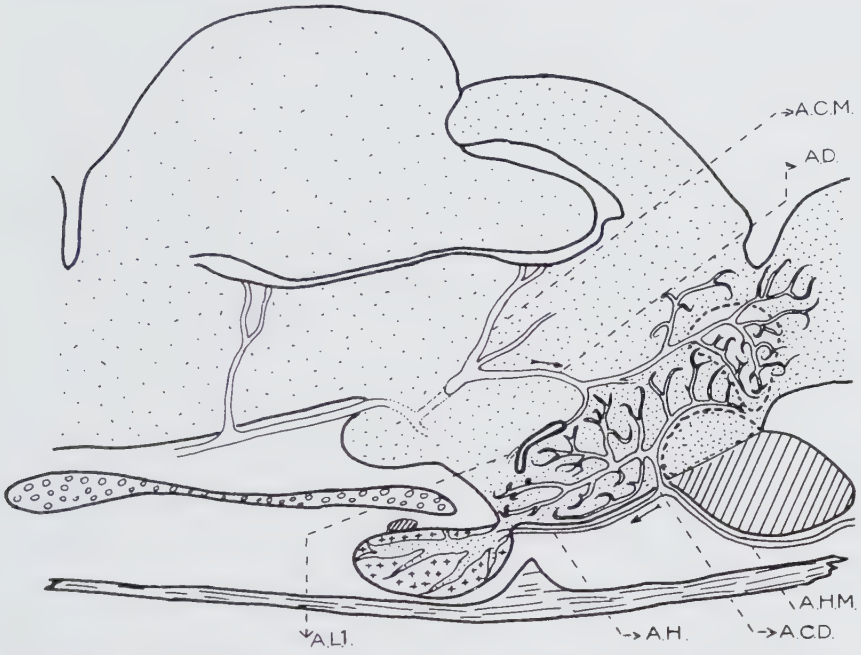



Fig. 13. — Vascularisation artérielle du diencéphale de *Phoxinus lævis*.

de l'encéphale a été vérifiée chez d'autres espèces : *Ameiurus* et *Carassius*. Le pédoncule hypophysaire de la Perche et des Cyprinodontes est dépourvu de capillaires pouvant établir une liaison entre l'hypothalamus et l'hypophyse.

### 5° *Discussion.*

Les travaux concernant la vascularisation hypophysaire des Téléostéens apportent des résultats contradictoires sur les deux points que nous considérons plus spécialement : l'autonomie de la vascularisation hypophysaire et la présence d'un dispositif vasculaire analogue au système porte des Vertébrés supérieurs.

Florentin (1936) considère que la vascularisation hypophysaire de

certains Cyprinidés et Salmonidés n'est pas autonome. Il décrit un système porte ascendant analogue à celui de Popa et Fielding (1930). Le sang ayant passé dans l'hypophyse irriguerait encore la partie tubérienne du diencéphale (1936 *b*). Ces résultats n'ont pas été confirmés par les études ultérieures.

Buchmann (1940) fournit quelques indications sur la vascularisation de l'hypophyse du Hareng. L'hypophyse ne serait pas directement en communication avec les carotides internes. Elle serait alimentée par des capillaires de l'hypothalamus longeant la tige et par une artère située entre méso- et méta-adénohypophyse.

Le schéma de la vascularisation de l'hypophyse du Brochet élaboré par Diepen (1953-1954) est très voisin de celui donné par de Wit et Bretschneider pour la Bouvière. Il convient cependant de s'arrêter sur l'interprétation qu'en donne cet auteur. Il considère que le réseau capillaire cheminant entre la partie antérieure proximale du lobe nerveux et les deux régions antérieures de l'adénohypophyse (pars oralis et pars infundibularis de l'auteur) est alimenté au niveau de la pars oralis; qu'il envoie de nombreux capillaires vers les deux secteurs antérieurs de l'hypophyse, et qu'une partie du sang part vers l'infundibulum. Cette dernière constatation est en opposition avec l'interprétation de Dudok de Wit et Bretschneider qui considèrent que l'alimentation artérielle de la pro- et de la méso-adénohypophyse est double : par des artères provenant du glomus carotidien et par une artère méningée sous-infundibulaire (artère hypophysaire). Dudok, de Wit et Bretschneider n'indiquent pas que le sang pourrait s'écouler par des capillaires situés dans l'infundibulum.

La partie postérieure (méta-adénohypophysaire et partie postérieure du lobe nerveux) serait parcourue par des sinus veineux analogues à ceux décrits chez la Bouvière.

Les travaux cités jusqu'à présent peuvent être groupés, car ils concluent à l'existence d'une liaison directe entre la circulation hypophysaire et la circulation hypothalamique. Kerr (1942) avait déjà attiré l'attention sur les connexions vasculaires réduites ou absentes entre l'hypothalamus et l'hypophyse à travers la tige.

Il faut cependant remarquer que les divers auteurs conçoivent différemment la circulation du sang.

Pour Florentin (1936 *a*, *b*) et pour Diepen (1953-1954), elle serait ascendante, alors que Buchmann (1940) envisage une circulation allant de l'hypothalamus vers l'hypophyse.

Nous mettons à part le travail de Dudok de Wit et Bretschneider (1947) qui décrivent la présence d'un réseau capillaire sur la partie haute de la tige, chez *Rhodeus amarus*. Ils n'émettent pas d'hypothèse sur la signification fonctionnelle de ce dispositif vasculaire, mais ils pensent que sa position indique qu'il serait susceptible de jouer un rôle dans la physiologie hypophysaire.

Les travaux récents mettent surtout l'accent sur l'absence d'un système porte typique chez les Poissons téléostéens.

Green (1951) décrit un plexus capillaire cheminant entre la neuro- et l'adénohypophyse, pouvant ainsi assurer une liaison neurohumorale comparable, du point de vue physiologique, à celle qu'assure chez les Vertébrés supérieurs le système porte.

H. Legait (1957) conclut à l'absence de système porte et de liaisons hypothalamo-hypophysaires chez 12 espèces de Téléostéens d'eau douce.

Da Lage (1958) arrive aux mêmes conclusions en ce qui concerne l'Hippocampe; comme Green, il envisage la possibilité d'un relais neurovasculaire intrahypophysaire pour la méso- et la méta-adénohypophyse. Les capillaires qui pénètrent dans ces deux secteurs passent d'abord dans le lobe nerveux, où ils seraient susceptibles de se charger en produits provenant du système nerveux.

L'absence du système porte chez *Carassius auratus* est signalée par Hasegawa (1960).

Parallèlement à notre étude de la vascularisation de l'hypophyse de différents *Cyprinodontes* (Follenius, 1960), Bugnon et Lenys (1960) donnent quelques indications concernant la disposition de certains capillaires hypophysaires. Chez le Barbeau*, le Chapon*, la Tanche* et le Rotengle, il existe un plexus vasculaire infundibulaire dont certaines branches pénètrent également les formations nerveuses.

Lenys (1962) a examiné la vascularisation hypophysaire de 35 échantillons de Poissons téléostéens appartenant à 14 espèces différentes : *Barbus fluviatilis* (2); *Abramis brama* (1); *Gobio fluviatilis* (1); *Perca fluviatilis* (2); *Ameiurus nebulosus* (1); *Leuciscus erythrophalmus* (2); *Tinca tinca* (9); *Chromis castanea* (1); *Spondiliosoma cantharus* (3); *Conger conger* (2); *Scorpæna scrofa* (4); *Murena helena* (2); *Pagrus pagrus* (1); *Serranus cabrilla* (4). De ce matériel extrêmement varié, mais peu abondant, examiné sur des coupes histologiques après injection, l'auteur, sans présenter un schéma de la vascularisation d'une espèce précise, tire les conclusions générales suivantes :

Il existe un réseau capillaire méningé recouvrant la base du diencéphale. Lenys compare ce plexus au *Mantelplexus* décrit par Romeis chez les Mammifères. Son alimentation n'est pas indiquée; il enverrait quelques capillaires dans la substance nerveuse de l'hypothalamus. Dans le type pédonculaire, ce plexus entoure plus ou moins la partie supérieure de la tige comme chez *Rhodeus*. Il est en relation avec d'autres capillaires de la zone proximale sous-infundibulaire de la neurohypophyse. Ce plexus existe également dans le type platybasique; il est également en connexion avec les capillaires hypothalamiques et le réseau sous-infundibulaire. Dans l'hypophyse même, il y aurait un réseau dans la zone proximale sous-infundibulaire de la neurohypophyse, d'où partent des capillaires radiaires passant dans les digitations nerveuses et dans les différentes parties de l'adénohypophyse.

Un point mérite d'être relevé : l'importance accordée au réseau méningé situé sous le diencéphale, dont l'existence est, à notre avis, loin d'être générale. Nous avons pu trouver un tel réseau chez les Cypriniformes, mais chez les *Cyprinodontes* et chez *Perca* nous avons constaté une indépendance complète du système collecteur veineux de la partie ventrale de l'hypothalamus et de l'alimentation artérielle de

* Noms utilisés par les auteurs.

l'hypophyse. Celle-ci se fait par un ou deux capillaires pénétrant directement dans la partie latéro-antérieure du lobe nerveux (cf. fig. 39).

L'existence de liaisons (dont la démonstration reste sommaire) entre la circulation hypophysaire et celle de l'hypothalamus est d'ailleurs en désaccord avec les résultats de plusieurs travaux déjà cités : Dudok de Wit et Bretschneider (1947), Legait (1957), Da Lage (1958). La signification physiologique des liaisons vasculaires hypothalamo-hypophysaires décrites n'est pas spécialement commentée.

Dans ce deuxième groupe, nous avons réuni les travaux qui concordent pour affirmer l'absence d'un système porte, défini dans son sens le plus strict, chez les Poissons téléostéens. Sauf une exception, Lenys (1962), ils constatent également l'absence de relations vasculaires hypothalamo-hypophysaires directes.

## *IV. — VASCULARISATION INTRAHYPOPHYSAIRE*

Les relations topographiques entre la neurohypophyse et l'adénohypophyse sont extrêmement variables chez les différentes espèces de Téléostéens. La vascularisation intrahypophysaire, liée anatomiquement au lobe nerveux et à ses expansions, prend également une disposition qui varie en fonction de l'espèce. Dans ces conditions, il serait utile de définir des circuits vasculaires et d'en étudier les relations.

Nous avons centré notre étude sur un certain nombre d'espèces choisies en fonction des problèmes que nous traitons dans ce travail. Des monographies descriptives basées sur des observations de pièces transparifiées et sur l'examen de coupes dans des pièces injectées permettront de situer les caractéristiques essentielles de la vascularisation hypophysaire de représentants de chaque groupe. La comparaison entre espèces voisines permet de définir quelques variantes spécifiques. Il faut cependant ajouter que des variations individuelles assez importantes ont souvent été enregistrées.

*Définitions.* — Nous emploierons la terminologie définie dans notre travail de 1960. Le réseau capillaire situé dans le tissu nerveux constitue ce que nous avions appelé *le réseau primaire longitudinal.* Il correspond au réseau sous-infundibulaire de Lenys (1962). Les capillaires qui parcourent les lobes glandulaires prennent leur départ sur le réseau primaire, ils constituent *le réseau secondaire centrifuge.*

### *1° Vascularisation hypophysaire de* Phoxinus lævis *Agass.*

Les relations topographiques entre les différentes parties de l'hypophyse sont assez faciles à définir chez cette espèce. L'hypophyse, du type pédonculaire, est située dans le myodome dont elle occupe toute

la hauteur. Le pédoncule se prolonge par la partie nerveuse, essentiellement située dans la partie dorsale du complexe. Les différentes digitations partent du tronc principal en direction ventrale et ventro-latérale; elles s'appliquent contre la pro- et la méso-adénohypophyse. La méta-adénohypophyse est en contact avec la partie terminale du faisceau préoptico-hypophysaire (fig. 20).

Chez *Phoxinus* (fig. 14, 20), le réseau vasculaire primaire longitudinal est alimenté à partir d'un anneau artériel entourant le pédoncule hypophysaire au-dessus du myodome. A ce niveau, de fins capillaires au nombre de six à huit pénètrent dans le tissu nerveux. Une ou deux artérioles, provenant en général de la partie latéro-dorsale de l'anneau, pénètrent vers le centre du pédoncule où elles s'infléchissent ventralement et cheminent parallèlement aux capillaires périphériques. Ce faisceau de capillaires périphériques et centraux s'épanouit en un vaste réseau à mailles assez larges coiffant les différentes digitations. Il y a une nette dissymétrie dans le réseau longitudinal. Les capillaires dorsaux suivent un chemin presque rectiligne, alors que ceux situés latéralement et ventralement s'infléchissent et suivent les différentes digitations allant vers la pro- et la méso - adénohypophyse. Autour des arborisations terminales du lobe nerveux, situées dans la méta-adénohypophyse, les capillaires du système primaire s'élargissent considérablement et forment des sinus veineux assez importants (fig. 15 *a*, *b*).

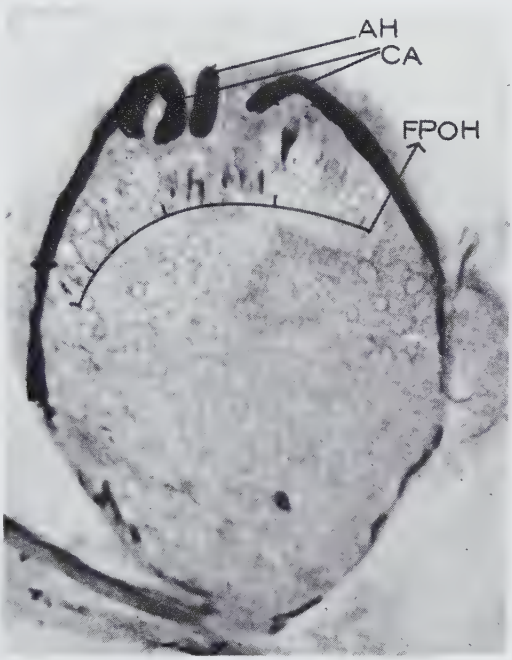



Fig. 14. — Coupe frontale dans le pédoncule hypophysaire de *Phoxinus*. *AH* : art. hyp.; *CA* : collier artériel; *F. P. O. H.* : faisceau préoptico-hypophysaire.

*a)* ***Irrigation de la méta-adénohypophyse.*** — Cette partie de l'hypophyse a spécialement retenu notre attention. Dudok de Wit et Bretschneider (1947) ont, en effet, décrit une circulation veineuse autonome dans cette partie de l'hypophyse chez *Rhodeus amarus*.

Chez *Phoxinus*, la continuité entre le système artériel longitudinal et les sinus de la méta-adénohypophyse est assez évidente (fig. 15 *a*, *b*).

La disposition des veines est cependant assez voisine de celle décrite par Dudok de Wit et Bretschneider chez *Rhodeus*. L'interprétation, sur le plan de la circulation sanguine, de la disposition vasculaire réalisée chez *Phoxinus*, bien que plus simple que chez *Rhodeus*, reste

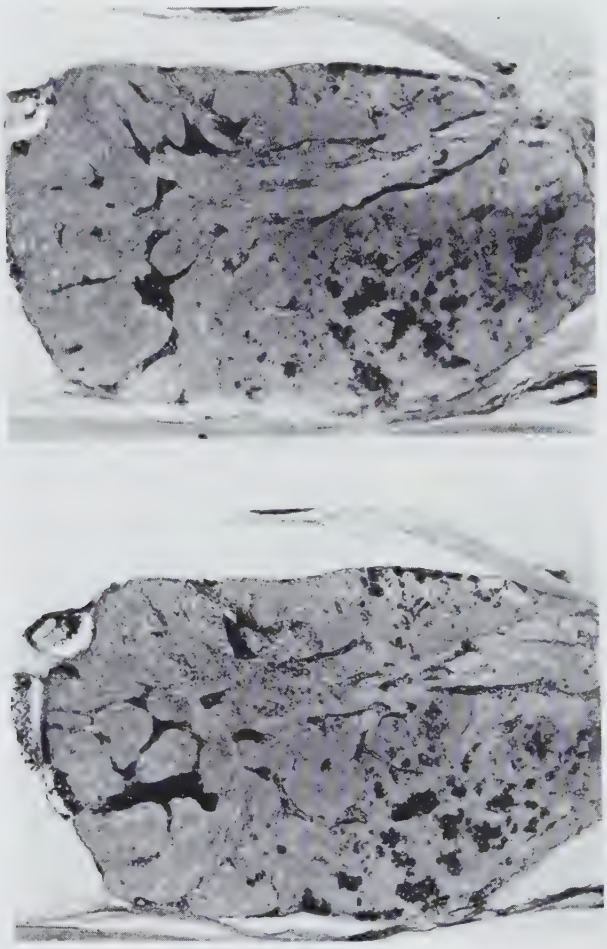


Fig. 15 *a*. — Coupe parasagittale dans l'hypophyse de *Phoxinus*. Relation entre réseau longitudinal primaire et sinus de la partie postérieure. Col. bleu alcian P. A. S. Gr. : 120.

*b*. Coupe plus latérale que la précédente; même technique. Gr. : 120.

délicate. Le sens de la circulation du sang ne dépend pas uniquement de l'agencement du réseau, mais également des pressions respectives dans les différents circuits.

Nous ne pensons pas que l'on puisse retenir l'interprétation de Dudok de Wit et Bretschneider qui considèrent que toute la méta-adénohypophyse n'est alimentée que par un réseau veineux à courant

sanguin centripète. L'examen des relations vasculaires chez *Phoxinus* nous incite à admettre que cette partie de l'hypophyse possède également une irrigation centrifuge. Le sang apporté par les capillaires du réseau primaire (fig. 20) cheminerait assez lentement dans ces sinus, vers les veines périphériques particulièrement abondantes dans cette région.

Les mêmes considérations s'appliquent également à l'hypophyse de *Rhodeus* que nous avons réexaminée. Il est probable qu'une partie du sang ayant cheminé le long du tractus préoptico-hypophysaire se trouve court-circuitée par une veine centrale située entre méso- et méta-adénohypophyse. D'autres capillaires, par contre, peuvent être suivis le long des expansions du lobe nerveux jusqu'à leur extrémité, c'est-à-dire pratiquement jusqu'à la surface externe de la méta-adénohypophyse. Les expansions situées dans le plan médian sont, en effet, particulièrement longues.

*b) **Comparaison de la topographie des connexions veineuses de certains Cypriniformes.*** — L'importance relative des sorties veineuses varie chez différentes espèces de Cyprinidés. La disposition réalisée chez *Leusciscus* est assez intéressante. Le tronc veineux situé entre méso- et méta-adénohypophyse est particulièrement développé. Le réseau veineux superficiel est centré sur cette veine avant qu'elle ne pénètre dans la veine hypophysaire. Celle-ci forme une fourche qui se place à la hauteur de la sortie veineuse de l'hypophyse. La méta-adénohypophyse n'est pas directement en contact avec elle comme chez *Phoxinus* et *Rhodeus*, et de ce fait on constate l'absence des communications veineuses interprétées par Dudok de Wit et Bretschneider comme veines afférentes. Une disposition analogue à celle trouvée chez *Leusciscus* est également réalisée chez *Gobio fluviatilis*.

Cette comparaison montre que l'agencement des sorties veineuses de l'hypophyse varie chez les différentes espèces de Cyprinidés. La disposition réalisée chez *Rhodeus*, caractérisée par la présence de plusieurs sorties veineuses aboutissant sur la veine hypophysaire au niveau de la méta-adénohypophyse, n'est pas une disposition générale. L'interprétation donnée par Dudok de Wit et Bretschneider ne semble pas pouvoir être maintenue.

*c) **Réseau vasculaire de la pro- et de la méso-adénohypophyse.*** — Ces deux lobes adénohypophysaires présentent le même type de vascularisation. Les figures 11 et 20 en donnent les caractéristiques essentielles. Il s'agit d'un réseau à mailles assez larges, partant des différents capillaires qui entourent les digitations nerveuses. Il est collecté par deux veines ventro-latérales profondes qui drainent une partie importante de la méso-adénohypophyse vers la veine efférente située entre méso- et méta-adénohypophyse. La partie antérieure de la méso-adénohypophyse et la pro-adénohypophyse sont drainées par un réseau veineux superficiel. Deux veines quittent la partie cranio-latérale et vont rejoindre la veine hypophysaire à l'avant.

Les capillaires de cette partie de l'hypophyse sont plus fins; ils ne présentent pas l'aspect sinusoïde rencontré dans la méta-adénohypophyse. L'observation de pièces injectées et rendues transparentes

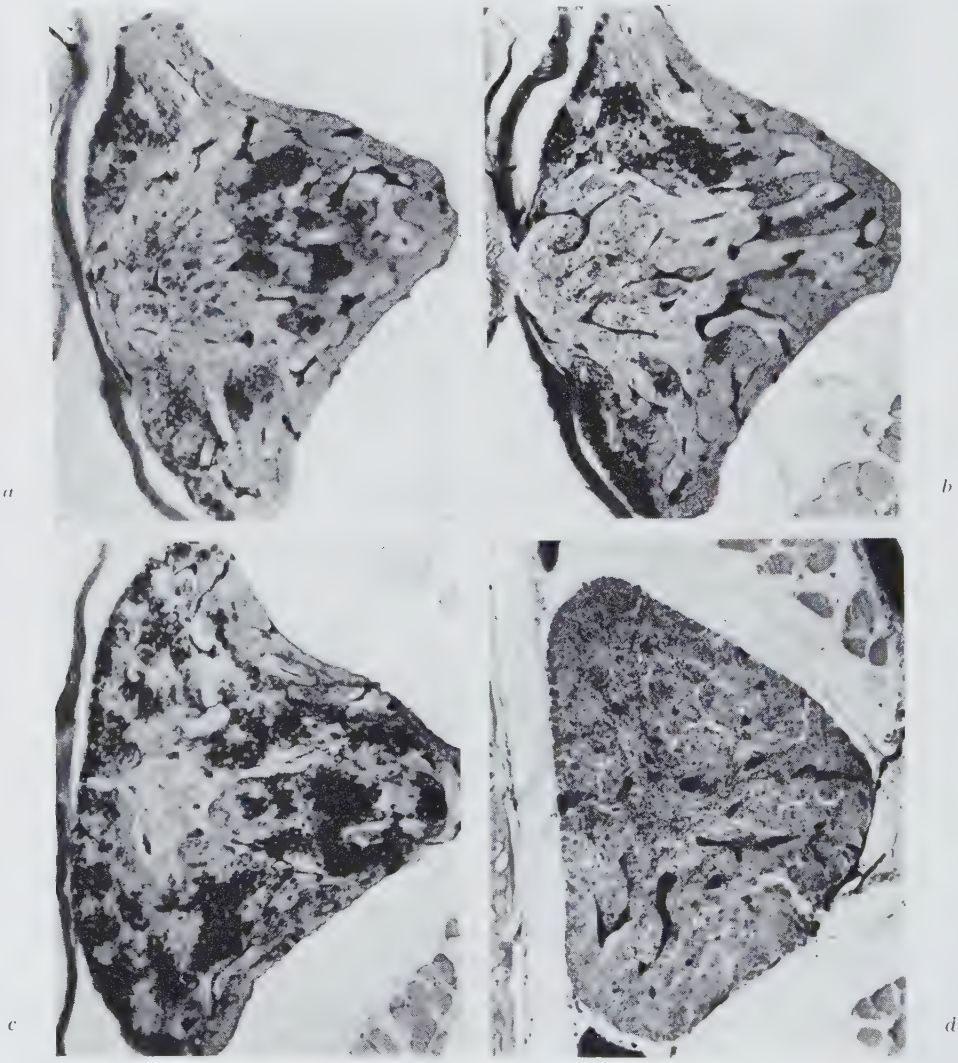



Fig. 16. — Coupes transversales dans l'hypophyse de *Phoxinus lævis*. Injection à l'encre de Chine. Gr. : 150. *a*, coupe en avant de la tige; *b*, au niveau de la tige; *c*, dans la méso-adénohypophyse; *d*, dans la méta-adénohypophyse.

permet de se rendre compte de la richesse du réseau capillaire essentiellement associé aux digitations nerveuses qui pénètrent profondément dans le parenchyme glandulaire. Kerr (1942), par contre, considère que la vascularisation est assez pauvre dans l'hypophyse de cette

espèce. Ses observations avaient été faites d'après des coupes histologiques de spécimens non injectés et, de ce fait, de nombreux capillaires ont pu échapper à l'observation. La figure 11 illustre à la fois la disposition du réseau capillaire et celle du lobe nerveux chez *Phoxinus lævis*.

### 2° *Vascularisation hypophysaire des Cyprinodontes.*

Toutes les espèces de cette famille ont une hypophyse du type platybasique. Le récessus infundibulaire se prolonge jusqu'au niveau de l'hypophyse et continue par un récessus hypophysaire proprement dit pénétrant dans la partie neurohypophysaire (fig. 18).

L'artère hypophysaire, en général unique, pénètre à la base de la tige; elle donne naissance à une série de capillaires longitudinaux cheminant à la base de la partie nerveuse. Les deux capillaires externes dorsaux suivent un trajet intrahypophysaire en fer à cheval en relation avec la forme de la « tige ». L'ensemble de ces capillaires est interconnecté et forme un réseau primaire longitudinal parcourant le plancher hypophysaire (fig. 17-18), au contact des différents secteurs de l'adénohypophyse.

De ce réseau partent une série de capillaires qui pénètrent dans les différents lobes. Ils forment un réseau secondaire centrifuge plus ou moins associé à des digitations nerveuses. Les capillaires de la pro-adéno-hypophyse partent de la partie antérieure du réseau longitudinal, ils cheminent dans le tissu glandulaire sans être associés à des digitations nerveuses qui sont peu nombreuses dans cette partie de l'hypophyse. Dans la méso-adénohypophyse, les capillaires du réseau centrifuge sont en général associés sur une partie importante de leur trajet aux différentes expansions du tissu nerveux (fig. 18). Cette partie de la glande est moins richement vascularisée que la pro-adénohypophyse. Le sang ayant passé par cette partie est également collecté par les veines superficielles.

La méta-adénohypophyse et la partie caudale du lobe nerveux sont irriguées à partir du tronçon postérieur des capillaires longitudinaux. Ceux-ci et leurs embranchements augmentent de diamètre, changent de direction et s'anastomosent largement en un réseau assez fourni.

Les réseaux des différents lobes ne sont pas strictement autonomes. Aux limites entre deux lobes voisins, on constate la présence de liaisons vasculaires. Notre description montre que les différents lobes sont alimentés en parallèle. En effet, chaque lobe possède, malgré une interpénétration limitée, une circulation propre se faisant entre le réseau artériel longitudinal et le réseau veineux longitudinal superficiel. Il s'agit d'un système collecteur acheminant séparément les produits élaborés par les différents lobes vers un système veineux commun.

Les analogies avec le système vasculaire de *Phoxinus* apparaissent

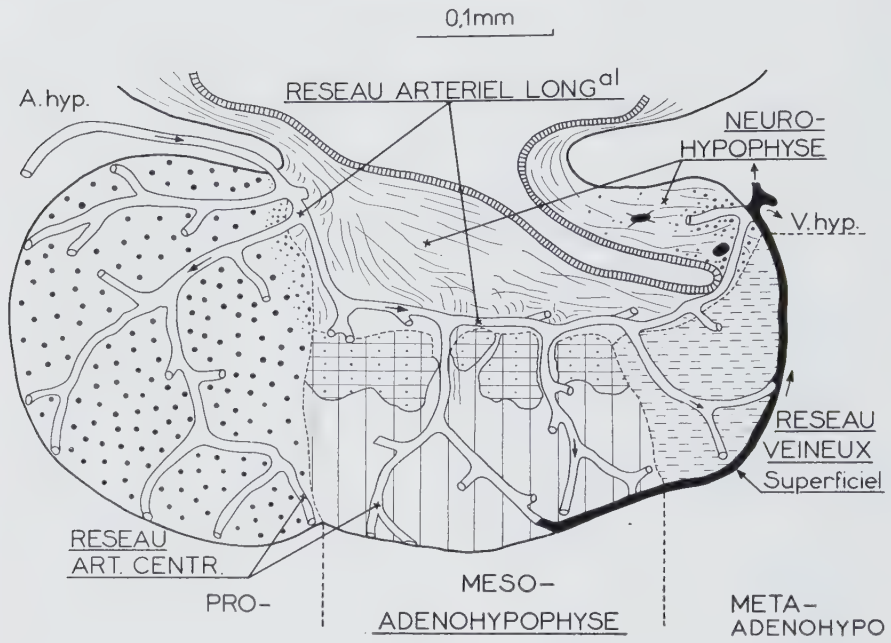



Fig. 17. — Disposition du réseau vasculaire intrahypophysaire par rapport aux différents lobes glandulaires. Schéma d'après une série de coupes longitudinales parasagittales.

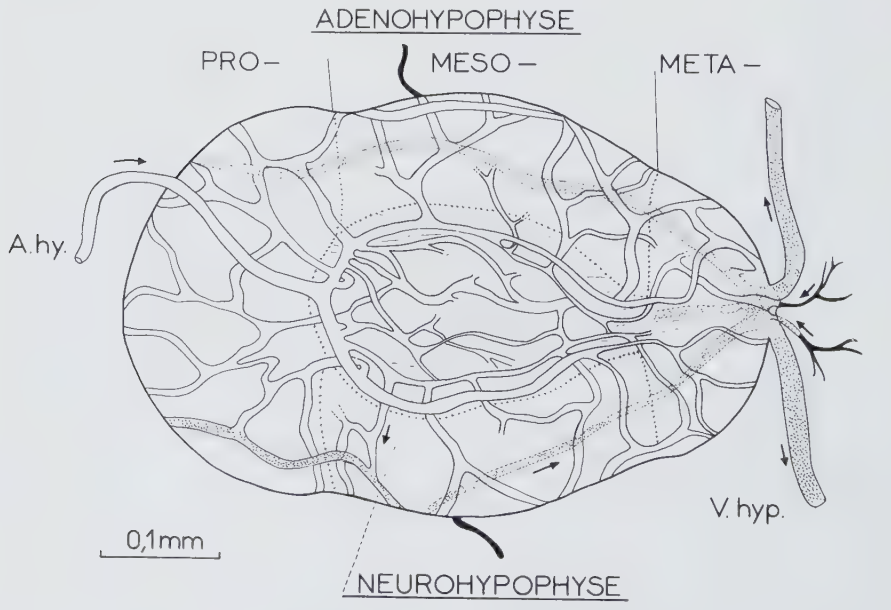



Fig. 18. — Représentation schématique de la circulation intrahypophysaire dessinée d'après une préparation injectée rendue transparente. La préparation est vue par le côté dorsal. En blanc, la circulation artérielle longitudinale et centrifuge; en pointillé, les troncs veineux ventraux.

assez facilement. Dans les deux espèces, le système longitudinal est situé à la limite externe du lobe nerveux. Chez *Phoxinus*, celui-ci se présente sous forme d'un cordon allongé entouré par les lobes glandulaires. Chez cette espèce et chez les espèces voisines, le réseau primaire prend la forme d'un manchon à mailles assez larges entourant entièrement le lobe nerveux. Chez les *Cyprinodontes*, le lobe nerveux est largement ouvert sur le récessus infundibulaire dont il forme le plancher. Dans ce cas, les capillaires du réseau primaire sont disposés horizontalement sur toute sa longueur. Le manchon de capillaires de *Phoxinus* est ici représenté par un lit de capillaires horizontaux interconnectés.

### 3° *Vascularisation de l'hypophyse de la Perche* (fig. 19).

L'hypophyse est également du type platybasique. Deux artères hypophysaires s'appliquent directement contre le lobe nerveux de part et d'autre de la « tige ». Les capillaires longitudinaux du réseau primaire se trouvent en général au sommet des différents replis de la méso-adénohypophyse (fig. 19). De là, partent les branches vers les différentes parties de l'adénohypophyse. Les capillaires de la pro-adénohypophyse quittent le tissu nerveux et cheminent dans les septa conjonctifs qui séparent les différentes lames de cellules glandulaires. Ceux de la méso-adénohypophyse accompagnent les digitations nerveuses sur une grande partie de leur parcours. Quelques anastomoses transversales passent directement à travers les cordons de cellules glandulaires. Les capillaires ne viennent directement au contact des cellules basophiles que dans la partie ventrale dépourvue de digitations nerveuses. Ils tissent un réseau radiaire centré sur la pointe inférieure du lobe d'où part la veine superficielle hypophysaire. Les différents réseaux entourant le tissu nerveux convergent vers un tronc veineux central qui aboutit à la pointe inférieure de l'hypophyse. Notons que le tronc reçoit également une partie du sang du réseau situé à la limite de la méta-adénohypophyse.

Le lobe nerveux proprement dit est compact. Il est enveloppé par plusieurs couches de cellules de la méta-adénohypophyse. La plus interne, c'est-à-dire celle qui vient au contact du tissu nerveux, présente des caractères cytologiques et histochimiques particuliers (Follenius et Porte, 1961).

L'irrigation de cette partie de l'hypophyse diffère de celle décrite chez les autres espèces. Une série de capillaires alimentés par le réseau primaire longitudinal chemine dans la partie centrale du tractus nerveux, essentiellement formée par les fibres du faisceau préoptico-hypophysaire. Ils rejoignent la périphérie du lobe nerveux, cheminent au niveau de la basale où ils tissent un réseau dont les vaisseaux collecteurs peu nombreux rejoignent les veines superficielles en passant dans la méta-adénohypophyse sur un très court trajet.

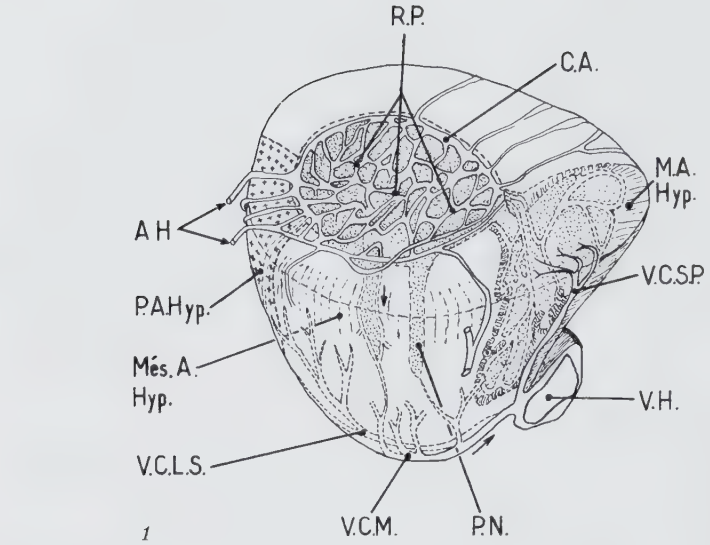



FIG. 19.

Vascularisation de l'hypophyse de la Perche. *1*, connexions artérielles et veineuses de l'hypophyse de la Perche. *2*, représentation schématique des circuits vasculaires dans l'hypophyse de la Perche. — Pour les abréviations voir fig. 16-21, et P. N. : processus nerveux.

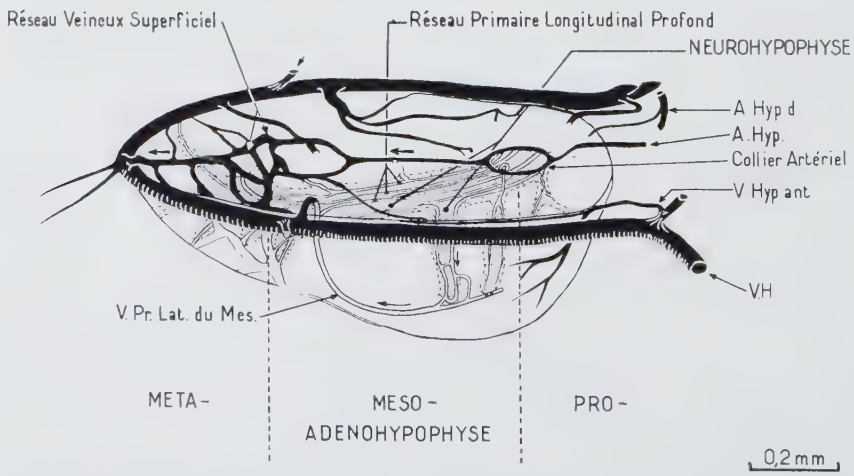



FIG. 20. — Représentation schématique de la vascularisation intrahypophysaire de *Phoxinus lævis*, d'après des pièces injectées à l'encre de Chine et transparifiées

La circulation veineuse superficielle est centrée sur une seule veine qui quitte l'hypophyse vers l'arrière, passe à travers la capsule conjonctive et rejoint le sinus veineux très important relié aux veines hypophysaires.

### 4° *Vascularisation de l'hypophyse de la Truite* (**Salmo irideus** *Gibb*).

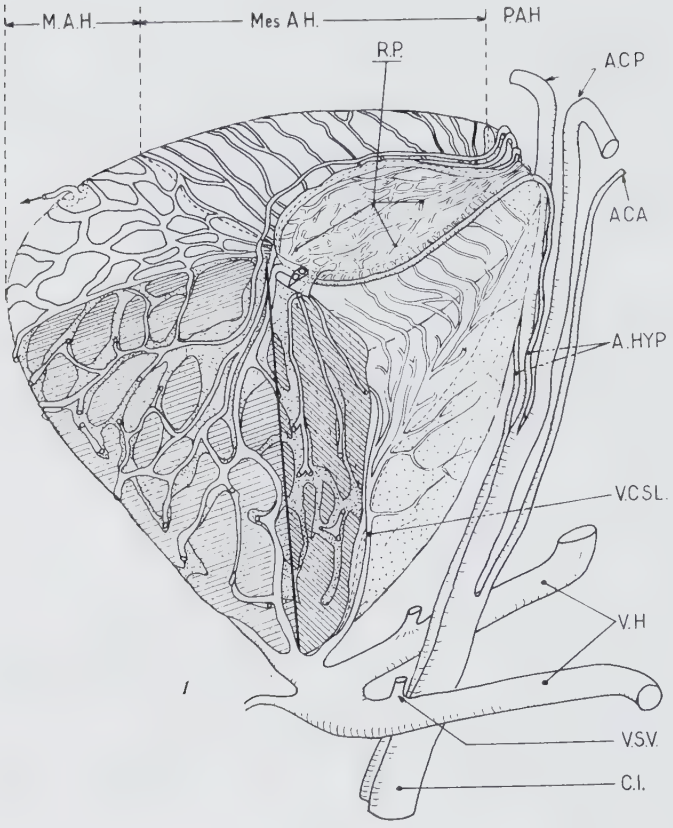
L'hypophyse de cette espèce peut être difficilement classée dans une des catégories définies par Dudok de Wit et Bretschneider. Son pédoncule réduit entoure le récessus hypophysaire assez étroit qui se prolonge jusqu'à la neurohypophyse. Elle est intermédiaire entre le type platybasique et leptobasique.

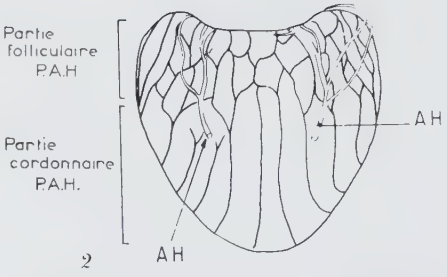
Les deux capillaires artériels provenant des artères cérébrales postérieures viennent s'appliquer contre l'hypophyse dès leur individualisation. Il ne semble pas qu'ils donnent des branches directes vers la pro-adénohypophyse sur leur trajet vers le pédoncule hypophysaire. Ils pénètrent dans la partie antéro-latérale (de la partie supérieure) du lobe nerveux; leur branche principale chemine le long du bord latéral de la neurohypophyse, alors que de nombreuses branches secondaires tissent un réseau horizontal. Les capillaires du réseau longitudinal sont, comme chez *Perca,* souvent placés au sommet des lames de tissu glandulaire.

Les capillaires de la pro-adénohypophyse (fig. 21, *2*) quittent le lobe nerveux vers l'avant, ils forment un réseau à mailles allongées, assez fines, disposées autour des follicules. Ce réseau est collecté sur le côté ventral par des veines superficielles qui se réunissent en un tronc rejoignant la veine hypophysaire.

Dans la méso-adénohypophyse (fig. 21, *1*), les capillaires cheminent d'abord dans ou autour des digitations nerveuses. Sur les préparations *in toto,* les capillaires de cette partie sont de diamètre plus élevé. Le réseau lui-même est plus dense que celui de la pro-adénohypophyse. Il est également collecté en superficie par des veinules tributaires de la veine hypophysaire (fig. 21, *3*).

Le complexe « lobe nerveux méta-adénohypophyse » est entièrement vascularisé par un réseau strictement associé au lobe nerveux lui-même. Le faisceau préoptico-hypophysaire, qui forme l'essentiel du lobe nerveux, pénètre obliquement dans la méta-adénohypophyse. Il se fragmente à partir du centre de ce lobe en de nombreuses digitations situées entre les cordons et les îlots glandulaires. Les capillaires artériels issus du réseau longitudinal cheminent d'abord au centre du tractus préoptico-hypophysaire; ils s'élargissent ensuite pour former un réseau de sinusoïdes à la surface des arborisations nerveuses. Buchmann (1940) a observé la même disposition chez le Hareng. Ce



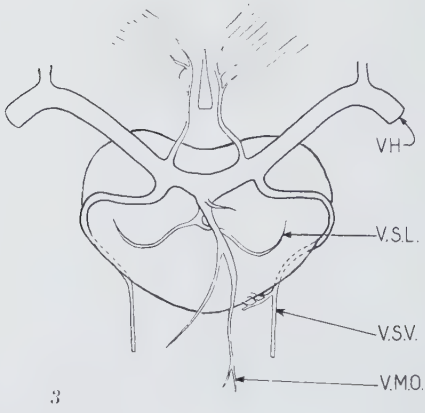




Fig. 21. — Vascularisation de l'hypophyse de la Truite. Schéma d'après des pièces injectées à l'encre de Chine et d'après des coupes histologiques. *1*, Schéma général des connexions artérielles et veineuses de l'hypophyse et de la vascularisation intrahypophysaire. *2*, Pro-adénohypophyse de la Truite. Réseau vasculaire périfolliculaire dans la partie dorsale et péricordonnaire dans la partie ventrale. *3*. Vue ventrale de l'hypophyse de Truite.

Abréviations employées : *A. C. A.* : artère cérébrale antérieure; *A. C. P.* : artère cérébrale postérieure; *A. H.-A. HYP.* : artère hypophysaire; *C. I.* : carotides internes; *M. A. H.* : méta-adénohypophyses; *Mes A. H.* : méso-adénohypophyse; *P. A. H.* : pro-adénohypophyse; *R. P.* : réseau primaire; *V. C. S. L.* : veine superficielle latérale; *V. H.* : veine hypophysaire; *V. M. O.* : veines des muscles oculaires; *V. S. L.* : veine superficielle latérale; *V. S. V.* : veine du sac vasculaire.

réseau qui ne pénètre jamais dans les cordons glandulaires est collecté par des veines superficielles assez importantes (fig. 21, *1*). La partie dorsale latérale est drainée vers des veines du sac vasculaire passant à proximité de l'hypophyse sur leur trajet vers les branches latérales de la veine hypophysaire. L'absence de vascularisation propre de la méta-adénohypophyse est un caractère remarquable dont la signification fonctionnelle n'est pas encore établie. Hagen (1936) explique l'absence de capillaires dans cette partie de l'hypophyse de l'Anguille par son fonctionnement neurocrine.

Bien que cette hypothèse ne puisse plus être retenue actuellement, il est permis d'envisager une relation particulièrement étroite entre le lobe nerveux et la méta-adénohypophyse, aussi bien du point de vue anatomique (jonctions neuroglandulaires) que fonctionnel. La faible vascularisation de cette région hypophysaire, sa dépendance de celle du lobe nerveux est d'ailleurs une caractéristique pratiquement générale de l'hypophyse des Vertébrés.

Chez les Poissons, le lobe est formé soit de cordons (Truite) ou encore par un feuillet de faible épaisseur enveloppant la partie nerveuse (Perche).

L'organisation de cette région glandulaire est particulièrement nette chez la Perche. Les cellules tournées vers le lobe nerveux présentent une polarisation sécrétoire nette. Les produits stockés sous forme de granules osmiophiles sont accumulés vers la basale qui constitue la limite entre la partie glandulaire et la partie nerveuse. Cette polarité des cellules glandulaires semble indiquer qu'elles peuvent libérer leurs sécrétions vers les capillaires situés sur la basale (les cellules situées en profondeur, à l'écart du tissu nerveux et du réseau capillaire liminaire, présentent une différenciation glandulaire moins accusée).

### 5° *Considérations générales.*

D'un point de vue plus général, il convient de s'arrêter au fait que les capillaires primaires se placent à la périphérie du lobe nerveux. Aussi bien chez *Phoxinus* que chez les *Cyprinodontes*, ils sont au contact même de la basale séparant la neuro- de l'adénohypophyse. On peut considérer que le réseau primaire représente la vascularisation à peine modifiée de la paroi infundibulaire qui, au cours de la différenciation de l'hypophyse épithéliale, se trouve enveloppée par l'adénohypophyse. L'intégration de la neurohypophyse dans le complexe hypophysaire est très variable selon les espèces. Chez les espèces qui nous intéressent, on peut distinguer deux dispositions caractéristiques. Chez les *Cyprinodontes* la partie infundibulaire de l'hypothalamus n'est pas proéminente; l'adénohypophyse s'applique directement sur sa face ventrale de la paroi infundibulaire.

Chez les *Cypriniformes*, par contre, la partie infundibulaire prend la forme d'un pédoncule plein se rendant dans la méta-adénohypophyse. Sa partie proximale est enveloppée par la pro- et la méso-adénohypophyse qui se placent en arc de cercle autour d'elle. Sur la face dorsale ou caudale, il reste en général une ligne de suture matérialisant la jonction postérieure des deux ailes de la pro- et surtout de la méso-adénohypophyse.

Chez *Phoxinus* et *Perca* (fig. 16, 22), la jonction entre les deux ailes latérales de chaque lobe est à peine réalisée. A certains endroits, la neurohypophyse affleure dorsalement.

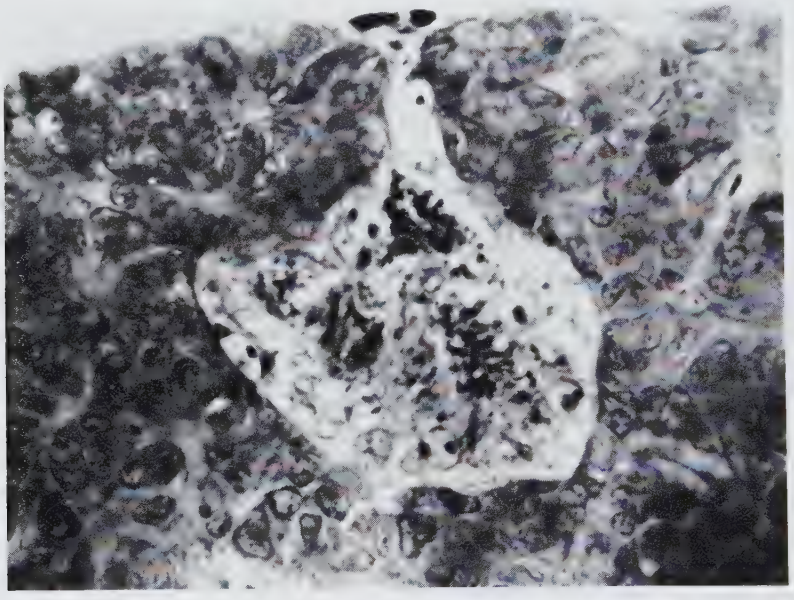


Fig. 22. — Passage du lobe nerveux dans la partie dorsale de la méso-adénohypophyse de *Phoxinus*. Faisceau préoptico-hypophysaire divisé en 3 parties. Capillaires périphériques.

Chez *Carassius*, par contre, le lobe nerveux est entièrement enveloppé par les différents lobes de l'adénohypophyse. La partie nerveuse se trouve presque au centre du complexe hypophysaire, mais l'observation macroscopique (Bell, 1938) montre que cette disposition résulte d'un enveloppement prononcé par les lobes glandulaires. Des observations analogues peuvent être faites sur l'hypophyse de *Rhodeus* a., *Ameiurus* n., *Perca* fl. et *Salmo* ir.

Nous pouvons donc considérer que chez les Poissons, les relations spéciales qui existent entre l'adénohypophyse et la neurohypophyse résultent d'un enveloppement d'une partie très importante de l'infundibulum qui devient intrahypophysaire. Il en résulte une topographie vasculaire qui diffère de celle des autres Vertébrés. Il semble d'ailleurs

que l'on puisse apporter d'autres arguments en faveur de cette hypothèse. La vascularisation de l'adénohypophyse est en effet tributaire, d'une façon très directe, du réseau capillaire recouvrant les différentes expansions du tissu nerveux. Le réseau primaire, en fait infundibulaire, joue, comme nous allons le montrer dans le chapitre suivant, le rôle du système porte des Vertébrés supérieurs. Le système porte n'existe pas au point de vue anatomique; les relations entre le système capillaire primaire et secondaire étant directes en raison du contact étroit entre l'adénohypophyse et la partie infundibulaire de la neurohypophyse.

On peut rappeler ici que les relations topographiques entre *pars distalis* et *infundibulum* interviennent, même chez les Mammifères, sur la structure du système porte. Chez les espèces à tige courte, les vaisseaux portes sont réduits ou même absents (DE GROOT, 1952; HARRIS, 1955) et le sang passe directement des capillaires du réseau primaire dans les sinusoïdes du lobe antérieur (MORIN, 1939; BRETSCHNEIDER, 1956).

## V. — *STRUCTURE FINE DES CAPILLAIRES*

### *1° Rapports entre les capillaires et le tissu glandulaire.*

***Extrusion des produits glandulaires.*** — Le problème des échanges entre les cellules glandulaires et le système circulatoire se pose pour toutes les glandes endocrines. A l'échelle de la structure fine, plusieurs points peuvent faire l'objet d'observations.

La libération des produits glandulaires des cellules hypophysaires a été jusqu'ici peu étudiée. D'après ICHIKAWA (1959), les granules des cellules acidophiles viendraient au contact de la membrane plasmatique où ils expulseraient leur contenu dans les espaces intercellulaires. Ce mécanisme, assez voisin de celui observé lors de l'extrusion des sécrétions de certaines cellules exocrines, reste difficile à mettre en évidence dans les cellules hypophysaires. Nos observations sur l'hypophyse de différents Poissons (Lebistes, Truite et Perche) nous ont permis d'élucider certains mécanismes de la libération des sécrétions (FOLLENIUS, 1962).

Dans la pro-adénohypophyse et la méso-adénohypophyse de Lebistes, nous avons pu mettre en évidence la présence d'un certain nombre de granules osmiophiles de faible taille (400 Å), situés dans les espaces intercellulaires (Pl. XV *a*, *b*). D'autres ont pu être décelés dans la membrane basale du capillaire. Leur faible taille rend l'analyse de leur structure très difficile. Ils se présentent sous forme de granules assez osmiophiles dépourvus de membrane limitante nette. Leur nature

exacte reste à déterminer. Deux hypothèses peuvent être avancées : celle d'une origine glandulaire de ce matériel qui représenterait des grains élémentaires libérés à la suite de l'extrusion des granules acidophiles. Dans ce cas, les images que nous avons observées correspondent à un transport du matériel sécrété vers les capillaires. Des études de cytologie expérimentale sont indispensables pour confirmer cette interprétation.

D'après l'autre hypothèse, il s'agirait de structures banales (fibres collagènes) coupées transversalement et sans rapport avec l'activité sécrétoire du parenchyme glandulaire environnant. L'examen attentif des clichés n'apporte cependant aucun argument précis en faveur de cette dernière hypothèse. On observe en effet que ces structures présentent des surfaces de coupe circulaires, dont le diamètre dépasse celui des sections de fibres de collagène (100-200 Å). L'absence de fibres coupées longitudinalement constitue un autre indice en faveur de la nature non fibrillaire de ce matériel.

Dans la littérature, on ne connaît d'ailleurs que très peu d'observations nettes du cheminement des produits élaborés par les glandes endocrines.

Rinehart et Farquhar (1955) décrivent la présence de granules acidophiles dans les espaces périsinusoïdaux de l'adénohypophyse du Rat. Les péricytes des espaces péricapillaires interviendraient dans la libération des hormones hypophysaires contenues dans les granules. Le fait que les granules sont associés à des fragments cytoplasmiques de cellules hypophysaires semble cependant indiquer que leur présence est plutôt la conséquence d'une rupture de certaines cellules au cours des manipulations de prélèvement.

En fait, nous n'avons jamais pu observer un transport de granulations hypophysaires intactes entre les cellules ou dans les espaces péricapillaires, sur du matériel fixé dans de bonnes conditions (Rat, *Lebistes*, Perche, Truite).

Nous pensons que le processus normal d'élimination des produits stockés dans les cellules hypophysaires se fait plutôt par petites quantités d'un matériel préalablement réhydraté, donc peu osmiophile.

Les observations de Petrovic et Porte (1961) sont sur ce point particulièrement suggestives. En culture de tissus, les cellules hypophysaires, et particulièrement les acidophiles, perdent rapidement leurs granulations spécifiques et deviennent plus ou moins chromophobes. Dans des conditions de culture peu favorables, de nombreuses cellules entrent en dégénérescence et de ce fait elles conservent leurs granulations.

Des observations analogues ont été faites notamment chez la Perche. Certaines cellules acidophiles de la méso-adénohypophyse entrent en dégénérescence, leur cytoplasme se densifie, leur noyau prend une forme anguleuse, alors que leurs granulations spécifiques sont encore

aisément reconnaissables. Elles subissent ensuite un processus de fonte holocrine. Ce processus dégénératif n'atteint cependant qu'un nombre très limité des cellules et ne représente pas le mode normal de fonctionnement de ce tissu glandulaire.

### 2° *Structure des capillaires.*

En l'absence d'images nettes concernant le transport des produits sécrétés dans les glandes endocrines, l'attention s'est tournée vers l'étude de la structure des capillaires. Rinehart et Farquhar (1955) montrent que les capillaires sinusoïdes de l'adénohypophyse du Rat présentent une structure normale. Ils sont entourés par un espace périsinusaire ou péricapillaire délimité par deux basales : celle de l'endothélium et celle du parenchyme glandulaire. Dans cet espace se trouvent quelques cellules conjonctives ou péricytes.

Il résulte de cette disposition que les cellules glandulaires ne viennent pas directement en contact avec les capillaires, les produits sécrétés par les cellules passent d'abord par un espace péricapillaire rempli de lymphe.

Chez le Rat, Rinehart et Farquhar (1955) ne décrivent pas de pores endothéliaux dans les sinusoïdes de l'hypophyse. Leur présence a en général été décrite dans certains capillaires rénaux et dans les capillaires des glandes endocrines. Ekholm (1957) les signale dans les capillaires de la thyroïde et Zelander (1957) dans ceux du cortex surrénal.

Leur spécificité de localisation reste encore discutée et leur importance fonctionnelle n'a donné lieu qu'à quelques hypothèses. Ils pourraient notamment intervenir dans le passage de certaines macromolécules (Pappenheimer, Renkin et Borrero, 1951 ; Pappenheimer, 1953).

Dans l'hypophyse des Poissons, et plus particulièrement chez *Lebistes* et *Xiphophorus,* les capillaires de la pro- et de la méso-adénohypophyse présentent un aspect particulier (Pl. XV *a, b*). L'espace péricapillaire décrit par Rinehart et Farquhar dans l'hypophyse des Mammifères n'est pratiquement pas développé. Une basale unique, formée de deux couches denses externes et d'une couche claire centrale, entoure le capillaire. Son contour est assez irrégulier. Des digitations des cellules environnantes remplissent ses plis et replis. L'endothélium présente des pores nets (Pl. XV *b*).

Les capillaires sont en général entourés par un certain nombre de cellules chromophobes ne présentant pas de caractères distinctifs nets. Il pourrait s'agir de cellules conjonctives associées aux capillaires. Elles sont au contact des cellules glandulaires et ne sont séparées de celles-ci par aucune basale.

D'après nos observations, l'espace péricapillaire, décrit dans de nombreuses glandes endocrines : surrénale et parathyroïde : Lever (1955) ; thyroïde : Dempsey et Peterson (1956) et dans certaines

régions du cerveau dépourvues de la barrière hémato-encéphalique (Dempsey et Wislocki, 1955; Morato et Ferreira, 1957), ne serait pas développé dans l'hypophyse des Cyprinodontes.

Chez *Perca*, par contre, l'espace périvasculaire est normalement développé au niveau des veines collectrices centrales. Il présente les mêmes caractéristiques que celui de l'hypophyse des Mammifères. L'espace situé entre les deux basales renferme des cellules conjonctives, mais on note l'absence de grains de sécrétion (pl. XV *c*).

Le développement de l'espace périvasculaire semble donc être extrêmement variable chez les différentes espèces.

***Structure des capillaires de la neurohypophyse.*** — Les capillaires des digitations de la neurohypophyse présentent une structure tout à fait comparable à celle que nous venons de décrire (pl. XV *d*). Leur espace périvasculaire est extrêmement réduit ou absent et leur endothélium présente des pores nettement visibles.

La présence d'un endothélium fenestré avait été signalée dès 1957, par Palay, dans les capillaires neurohypophysaires du Rat; elle a été confirmée par Hartmann (1958).

Sa structure est identique à celle des capillaires des glandes endocrines. En l'absence de données précises sur le rôle de ces pores, on peut tout au plus considérer que leur présence indiquerait une analogie fonctionnelle liée à l'absorption des quantités importantes de substances de poids moléculaire élevé.

## *VI. — CONCLUSIONS*

Cette étude de la topographie vasculaire de l'hypophyse de quelques Téléostéens, surtout destinée à servir de base à la localisation des jonctions neurovasculaires et à la discussion de leur rôle fonctionnel, apporte de nouvelles précisions sur les interrelations vasculaires entre les différentes parties du complexe hypophysaire.

D'un point de vue très général, l'association étroite de tous les lobes adénohypophysaires avec des formations d'origine infundibulaire aboutit à la réalisation d'un complexe hypophysaire particulier, dont l'organisation vasculaire est originale.

L'analyse des différents circuits vasculaires parcourant cet ensemble permet cependant de définir deux systèmes interconnectés. *Le système primaire longitudinal*, associé assez étroitement aux différentes parties du lobe nerveux, reçoit le sang de l'artère ou des artères hypophysaires. Sa disposition dans l'hypophyse varie chez les différentes espèces en fonction de l'anatomie de la partie nerveuse. Dans le type platybasique, il forme un réseau horizontal parcourant la partie nerveuse dans le sens cranio-caudal. Dans le type leptobasique, la partie nerveuse en forme de processus plein est entourée entièrement par le

réseau primaire en forme de manchon. Cette disposition périphérique du réseau capillaire du lobe nerveux semble fondamentale et est comparable à celle décrite par WINGSTRAND (1951) et ENEMAR (1960), chez divers Reptiles possédant un lobe nerveux simple.

*Le réseau secondaire ou radial* prend naissance à différents niveaux sur le réseau primaire. Ses capillaires orientés vers la périphérie de la glande conduisent le sang vers le réseau veineux superficiel en passant par les différents lobes glandulaires.

*Réseau primaire et réseau secondaire* intrahypophysaires représentent l'équivalent du système porte des Vertébrés supérieurs. Cette hypothèse exprimée par GREEN (1951) se trouve confirmée par l'analyse détaillée de la vascularisation et de l'innervation. L'absence de veines portes bien définies peut être expliquée par les relations topographiques particulières entre adéno- et neurohypophyse qui résultent de l'intégration d'une partie très importante du plancher infundibulaire dans le complexe hypophysaire. On peut rappeler, à ce propos, que chez certains Mammifères à tige courte, celles-ci ne sont pas développées.

Cette interprétation est soutenue par nos observations au microscope électronique concernant les rapports entre la capillarisation de l'artère hypophysaire et le faisceau hypothalamo-hypophysaire au niveau de la « tige » chez *Rhodeus amarus*. L'absence de connexions neurovasculaires, à ce niveau, ne permet pas de considérer ce dispositif vasculaire comme équivalent du système porte des autres Vertébrés.

Nous montrons, par ailleurs, l'existence de jonctions neurovasculaires sur les capillaires du système primaire, situées dans la partie antérieure de la neurohypophyse.

Cette double constatation conduit à attribuer au réseau primaire un rôle fonctionnel analogue à celui du système porte des autres Vertébrés. Du point de vue anatomique, l'équivalence partie antérieure de la neurohypophyse = éminence médiane étant admise, rien ne s'oppose à une telle conception. Nous constatons en effet que les capillaires du réseau primaire cheminent en général dans la zone périphérique des digitations et, souvent, en relation étroite avec la basale séparant la neuro- de l'adénohypophyse. Il convient cependant de signaler qu'ils ne sont pas associés à un feuillet vasculaire spécial comme chez les autres Vertébrés.

La spécialisation des circuits vasculaires n'est pas encore établie chez les Poissons. Le réseau primaire entoure l'ensemble des formations nerveuses. La partie proximale du réseau primaire n'est pas exclusivement réservée à l'alimentation de la pro- et méso-adénohypophyse, c'est-à-dire de ce qui correspond à la pars distalis des Vertébrés supérieurs. La partie postérieure du lobe nerveux est alimentée par le même réseau.

Certaines espèces (Perche et Truite) présentent un lobe nerveux postérieur alimenté par des capillaires artériels centraux, allant vers

les limites du lobe où ils forment un réseau assez dense. L'interprétation de cette particularité ne peut être recherchée dans la forme de la partie postérieure du lobe nerveux. Ce schéma de vascularisation se rencontre en effet chez deux espèces dont le lobe nerveux postérieur présente une forme très différente. Celui de la Perche est une structure très massive et peu digitée, alors que chez la Truite on a affaire à un lobe nerveux très divisé entourant les cordons de cellules de la méta-adénohypophyse.

D'après nos observations, la vascularisation hypophysaire est pratiquement indépendante de celle de l'hypothalamus. Sur ce point, nos résultats rejoignent ceux de Legait (1957) et de Da Lage (1958) pour ce qui est des Poissons téléostéens. Chez les Oiseaux, Wingstrand (1951) montre que la circulation porte et celle de l'hypothalamus sont séparées. Cela n'est pas le cas chez les Mammifères. Duvernoy (1958) et Duvernoy et Koritke (1960) signalent de nombreuses anastomoses entre les deux systèmes vasculaires.

L'alimentation artérielle de l'hypophyse varie chez les différentes espèces étudiées. Nous avons cependant pu constater une constance du schéma vasculaire chez diverses espèces des deux groupes suivants : *Cypriniformes* et *Cyprinodontes*.

Chez les *Cypriniformes (Rhodeus amarus, Phoxinus lævis, Carassius carassius, Leusciscus rutilus)*, l'alimentation artérielle est double. L'arrivée artérielle principale dérive des rameaux communicants antérieurs; elle entre dans l'hypophyse au niveau de la « tige » et alimente le réseau primaire longitudinal. Deux arrivées secondaires dérivent des artères cérébrales postérieures. Elles contribuent à l'irrigation de la pro- et méso-adénohypophyse.

Chez les *Cyprinodontes*, l'hypophyse reçoit le sang par une artère hypophysaire unique venant des rameaux communicants des artères cérébrales antérieures. Elle pénètre dans « la tige » et bifurque pour donner le réseau longitudinal.

Les hypophyses de *Perca* et de *Salmo irideus* sont irriguées par deux artérioles qui bifurquent des artères cérébrales postérieures dans leur partie tout à fait antérieure. Elles cheminent sur la face orale et pénètrent à la base de la « tige ». Leur origine et leur trajet sont analogues à ceux des entrées artérielles secondaires des Cypriniformes. Des études d'anatomie et d'embryologie comparée devront déterminer dans quelle mesure l'alimentation artérielle de ce type dérive du type précédemment décrit, par suppression de la communication avec les cérébrales antérieures et développement des artérioles venant des artères cérébrales postérieures. Il convient cependant d'ajouter que d'autres variantes existent dans l'irrigation hypophysaire (cf. Da Lage, 1958, chez l'Hippocampe) et que seule une étude plus étendue du point de vue systématique pourrait conduire à une conception générale de son évolution.

Du point de vue de la physiologie hypophysaire, et en particulier

en ce qui concerne le problème des relations hypothalamo-hypophysaires, il est intéressant de souligner que la vascularisation de l'hypophyse des Poissons étudiés se fait presque exclusivement par des capillaires ayant passé par le lobe nerveux avant de pénétrer dans le lobe glandulaire. Chez les Cypriniformes, il y a cependant un faible apport direct.

Les capillaires de la neuro- et de l'adénohypophyse présentent une structure fine pratiquement identique. Leur endothélium est du type fenestré comme celui des capillaires d'autres glandes endocrines. Le développement de l'espace périvasculaire est, par contre, très réduit chez les Cyprinodontes. A ce point de vue, les relations entre capillaires et tissus environnants diffèrent de celles décrites dans l'hypophyse de divers Mammifères. Chez *Perca*, par contre, l'espace périvasculaire des capillaires de la partie ventrale de la méso-adénohypophyse présente son développement normal.

## *VII. — COMPARAISON DE L'IRRIGATION ARTÉRIELLE DE L'HYPOPHYSE DES POISSONS ET DES AUTRES VERTÉBRÉS*

La vascularisation artérielle de l'hypophyse des Poissons diffère sur plusieurs points de celle des Vertébrés amniotes. Les difficultés de toute tentative d'homologation des artères hypophysaires des Vertébrés amniotes et de celles de Poissons sont évidentes. Une première tentative a cependant été faite par Hasegawa (1960) qui compare le système vasculaire d'une espèce de Poissons (*Carassius auratus*) à celui des représentants des différentes classes de Vertébrés. Sa terminologie est voisine de celle utilisée en anatomie humaine. L'éminence médiane est alimentée par l'artère hypophysaire antérieure et médiane qui forment le groupe des artères hypophysaires supérieures. Le lobe nerveux reçoit son sang par les deux artères hypophysaires postérieures ou inférieures.

Hasegawa (1960) désigne l'artère hypothalamique médiane des Cypriniformes (type I) sous le nom d'artère hypophysaire antérieure. Il convient de remarquer que ni son origine ni son trajet ne correspondent à ceux des artères hypophysaires supérieures des Vertébrés amniotes, qui prennent directement naissance sur les carotides internes : Homme, Oiseaux (Wingstrand, 1951) ou sur la partie proximale rétrochiasmatique des rameaux communicants : Roussette, Grenouille, Crapaud, Serpents, Mammifères (Hasegawa, 1960); *Natrix natrix* (Enemar, 1960).

Chez le Chat, Hasegawa signale une liaison artérielle spéciale passant sous le chiasma qui présente une certaine analogie avec celle des Cypriniformes.

On peut conclure de cette rapide comparaison que l'alimentation

artérielle de l'hypophyse par une artère passant sous le chiasma n'est pratiquement pas réalisée chez les autres Vertébrés. Même chez les Elasmobranches (*Scyliorhinus caniculus*, Mellinger, 1960; *Dasijatis akajei*, Hasegawa, 1960), l'essentiel de l'irrigation de l'hypophyse se fait à partir des artères infundibulaires qui partent de la partie rétrochiasmatique des artères cérébrales antérieures.

La variabilité des dispositifs vasculaires de l'hypophyse des Poissons et de celle des Vertébrés en général, décrits en détail par Wingstrand, Green, Hasegawa et Enemar, rend toute interprétation phylogénétique difficile, voire illusoire.

*CHAPITRE V*

# ÉTUDE DE LA STRUCTURE DU COMPLEXE NEUROHYPOPHYSAIRE ET DES RELATIONS NEUROVASCULAIRES ET NEUROGLANDULAIRES

## *I. — STRUCTURE DE LA NEUROHYPOPHYSE*

La structure de la neurohypophyse des Poissons présente un certain nombre de particularités qui justifient son étude détaillée. Il s'agit, en effet, d'une formation complexe dont les différentes parties restent à définir à l'aide des critères morphologiques et physiologiques.

Elle est formée par un corps compact relié à l'hypothalamus par un pédoncule creux plus ou moins ouvert. D'après Bretschneider et Pelsma (1947), on peut distinguer deux grands types de liaisons entre la neurohypophyse et l'hypothalamus : le type platybasique, caractérisé par le pédoncule largement ouvert en entonnoir vers la base de l'hypothalamus, et le type leptobasique, chez lequel la liaison est assurée par un pédoncule solide ne recevant aucun diverticule du récessus infundibulaire. D'après la situation du pédoncule hypophysaire dans le sens cranio-caudal, les auteurs distinguent encore des types dorso-basiques, cranio-basiques et caudo-basiques.

Cette classification, dont la valeur est surtout descriptive, met l'accent sur l'importance des variations spécifiques dans les relations anatomiques entre l'hypothalamus et la neurohypophyse chez les Poissons.

### *1° Structure du pédoncule hypophysaire.*

La structure des parois du pédoncule hypophysaire a spécialement retenu notre attention. Il est, en effet, intéressant de procéder à une comparaison entre la structure de cette partie de l'hypophyse nerveuse des Poissons et la région anatomiquement équivalente de la neurohypophyse des Mammifères et des Oiseaux.

*a)* ***Type platybasique.*** — Chez la Truite et chez la Perche, la liaison entre l'hypophyse et l'hypothalamus est assurée par un cône largement ouvert, formé par un tissu neuro-neuroglial. La paroi du cône de jonction est extrêmement mince. Vers l'intérieur, c'est-à-dire vers le récessus infundibulaire, on distingue une couche épithéliale de cellules épendymaires peu différenciées. Vers l'extérieur, de nombreuses fibres nerveuses, d'origine hypothalamique, séparées par quelques prolongements gliaux, forment une couche fibrillaire.

Au microscope électronique, nous avons pu nous assurer que cette couche ne présente aucune organisation particulière. Nous n'avons pas pu mettre en évidence la différenciation en une couche externe et une couche interne telle qu'elle a été décrite au niveau de l'éminence médiane des Mammifères (Martinez, 1960) ou des Oiseaux (Wingstrand, 1951) (pl. XVI *a*).

Il est intéressant de noter qu'il est difficile de délimiter le pédoncule hypophysaire proprement dit et la paroi ventrale de la région infundibulaire chez les Poissons. La structure histologique de ces deux unités anatomiques est tout à fait semblable.

Le pédoncule hypophysaire des Cyprinodontes, extrêmement réduit, présente les mêmes caractéristiques.

*b)* ***Type leptobasique.*** — Deux espèces présentant une hypophyse de ce type ont été étudiées : *Rhodeus amarus* L. et *Phoxinus lævis* Agass. Dans les deux espèces, l'hypophyse située dans le myodome est reliée au plancher du diencéphale par un pédoncule plein.

La structure fine du plancher du diencéphale en avant de la « tige » a pu être étudiée au microscope électronique chez *Rhodeus amarus*.

Les cellules épendymaires formant la couche interne ne présentent pas de prolongements; leur cytoplasme riche en très fines fibrilles présente un aspect caractéristique. Sous la couche épendymaire cheminent de nombreuses fibres du tractus préoptico-hypophysaire contenant des granules élémentaires de neurosécrétion. Entre ces fibres, on distingue quelques prolongements gliaux dont le cytoplasme clair diffère de celui des cellules épendymaires. La partie externe du plancher de l'hypothalamus (pl. VIII) est essentiellement formée de prolongements gliaux, peu importants, s'appuyant contre la basale externe.

### 2° *Agencement topographique de la neurohypophyse.*

L'agencement topographique de la neurohypophyse varie considérablement chez les différentes espèces de Poissons téléostéens. On peut cependant retenir deux caractéristiques générales qui singularisent nettement les rapports entre neuro- et adénohypophyse des Poissons par rapport à ceux des autres Vertébrés.

Chez les Poissons, la neurohypophyse occupe, en général, une position centrale dans le complexe adénohypophysaire. Il y a cependant des exceptions. Chez l'*Hippocampe* (Da Lage, 1958), l'ensemble de la neurohypophyse est situé autour de la partie caudale de l'adénohypophyse, qu'elle enveloppe en partie.

Les rapports entre la neurohypophyse et l'adénohypophyse sont particulièrement étroits chez les espèces de cette classe de Vertébrés. La neurohypophyse envoie, en effet, un certain nombre de prolongements dans tous les lobes adénohypophysaires. La forme, le nombre et la disposition de ces digitations varient suivant les espèces. Les

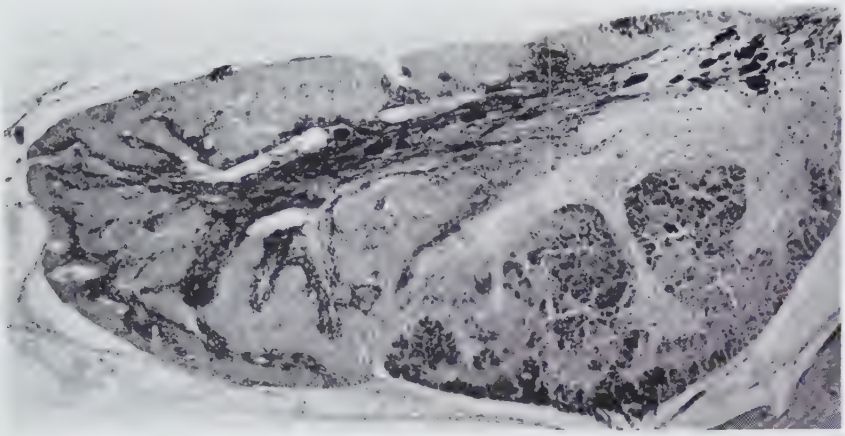


FIG. 23. — Coupe sagittale dans l'hypophyse de *Phoxinus*. Rapport entre la neurohypophyse et l'adénohypophyse. Répartition des neurosécrétions. A. F. positives. Gr. : 150. Col. A. F.

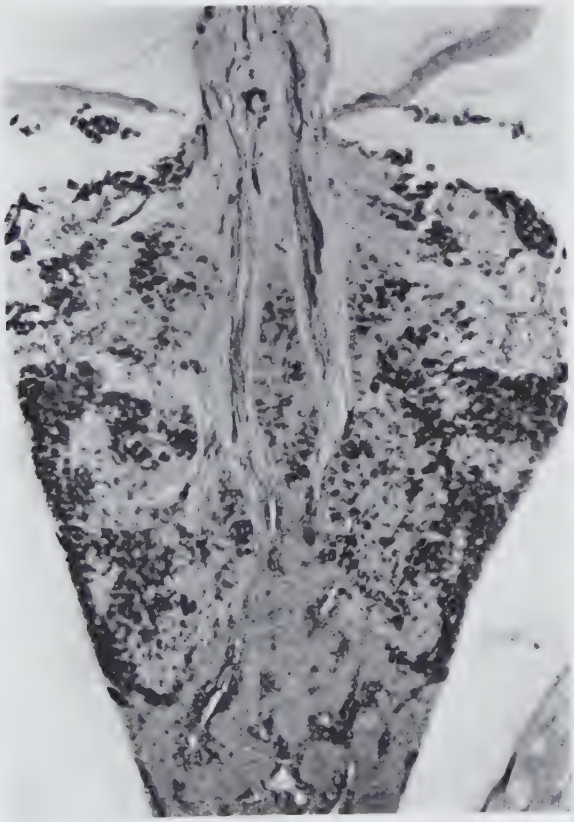


FIG. 24. — Coupe frontale dans l'hypophyse de *Phoxinus*. Trajet des faisceaux préoptico-hypophysaires dans la partie dorsale de la neurohypophyse. Gr. : 150. Col. A. F.

figures 16, 23 et 24 représentent la disposition de la neurohypophyse et de l'adénohypophyse chez *Phoxinus lævis*. Les études comparatives de la morphologie hypophysaire d'un certain nombre de Poissons (Tilney, 1911; Stendell, 1914; Scruggs, 1939; Kerr, 1942; Bugnon, 1960 *a*, *b*) fournissent d'intéressantes indications sur la disposition respective des différentes parties.

### 3° *Structure histologique de la neurohypophyse.*

La présence de fibres nerveuses dans la neurohypophyse des Poissons est signalée pour la première fois par Krause (1923) chez le Brochet. D'après Bock (1928), celle de *Gasterosteus* contiendrait avant tout des cellules conjonctives et quelques éléments gliaux. Les méthodes de Cajal et de Bielschovsky ne lui permettent pas de mettre en évidence des fibres nerveuses. Les travaux de Burr (1928), Kappers (1934), Bretschneider et Duyvene de Wit (1947) confirment la présence de fibres nerveuses dans la neurohypophyse de certains Poissons.

En plus des travaux spécialement consacrés aux voies préoptico- et tubéro-hypophysaires, que nous avons déjà cités ailleurs, il convient de s'arrêter aux travaux de Bargmann (1953), Stutinsky (1953), Diepen (1953-1954), Bugnon et Lenys (1960) et Lenys (1962) qui concernent plus particulièrement la structure histologique de l'ensemble de la neurohypophyse.

Bargmann (1953) attire l'attention sur le fait que, chez *Trutta fario*, *Anguilla anguilla*, *Gadus morrhua*, *Pleuronectes platessa* et *Limanda flesus*, on distingue deux secteurs dans la neurohypophyse. Cette distinction est basée sur la richesse en fibres neurosécrétoires d'origine préoptique des différentes parties de la neurohypophyse. Il constate que la partie antérieure de la neurohypophyse ne reçoit pratiquement pas de fibres Gomori-positives, alors que la partie postérieure, appliquée contre la méta-adénohypophyse, est très riche en fibres crinophores.

L'emploi des méthodes neurohistologiques permet à Stutinsky (1953) de compléter et de confirmer les observations de Bargmann sur l'Anguille.

La structure de la neurohypophyse est étudiée plus en détail par Diepen (1953). Cet auteur attire pour la première fois l'attention sur le fait que les différentes digitations neurohypophysaires ne présentent pas la même structure histologique. Chez *Esox lucius*, les digitations nerveuses pénétrant dans la méso-adénohypophyse sont riches en cellules gliales et en prolongements épendymaires. Sur les préparations, selon Bodian, quelques fines fibres nerveuses sont mises en évidence dans ce secteur. Les digitations du lobe postérieur sont moins riches en éléments gliaux, mais elles contiennent de nombreuses fibres Gomori-positives.

Nous avons repris l'étude de la structure des différentes parties de

la neurohypophyse à l'aide des méthodes histologiques et histochimiques classiques (colorations de Gomori, à l'aldéhyde fuchsine, au bleu alcian, P. A. S.), mais nous nous sommes surtout adressé à la microscopie électronique pour la mise en évidence de nouveaux détails structuraux et pour l'étude des rapports entre les différents éléments composants.

### 4° *Structure fine de la neurohypophyse de la Perche et de la Truite.*

Sur les coupes semi-fines sagittales, on peut distinguer trois secteurs différents dans la neurohypophyse. Cette séparation en trois secteurs est assez nette chez la Truite. Elle est basée sur la composition histologique globale des différentes parties et, en particulier, sur l'aspect des éléments gliaux et sur leur disposition. Il apparaît d'autre part que ces trois secteurs reçoivent une innervation d'origine et de nature probablement différentes.

*a) Partie craniale de la neurohypophyse.* — Ce secteur de la neurohypophyse est en continuité directe avec la partie antérieure du pédoncule hypophysaire. Elle vient au contact de la bandelette de cellules chromophobes de la pro-adénohypophyse, et quelques digitations pénètrent plus profondément dans la pro-adénohypophyse même.

Cette partie de la neurohypophyse est caractérisée par la présence de nombreux faisceaux de prolongements épendymaires. Les cellules épendymaires bordant le récessus hypophysaire envoient de fins prolongements vers la basale qui se trouve entre neuro- et pro-adénohypophyse.

Le cytoplasme des épendymocytes contient une substance finement fibrillaire (pl. XVI *c*). Les fibrilles sont particulièrement abondantes dans les prolongements des épendymocytes de la Truite (pl. XVI *b*). Les cellules gliales banales, qui sont peu nombreuses dans cette partie de l'hypophyse nerveuse, ont un cytoplasme clair contenant quelques vésicules très peu osmiophiles et quelques mitochondries. Les prolongements gliaux sont le plus souvent dépourvus de tout contenu structuré.

La limite entre le secteur neurohypophysaire antérieur et moyen est difficile à situer. La composition histologique varie progressivement lorsque l'on passe de la partie antérieure vers la partie moyenne. Dans certains cas, les premières digitations qui se rendent dans la méso-adénohypophyse présentent la même composition histologique que celles de la partie orale de la neurohypophyse.

Cette partie de la neurohypophyse reçoit une innervation de nature neurosécrétrice. Les fibres, d'abord groupées en faisceaux assez bien définis (pl. XVII), s'étalent et se terminent sur la basale nerveuse (pl. XXXII) ou sur celle des capillaires de cette région (pl. XVIII-XIX).

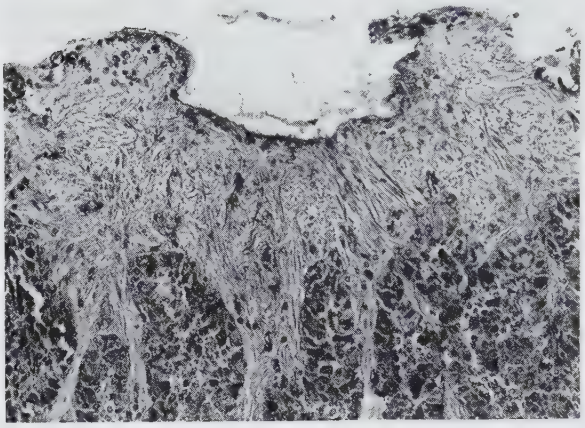


Fig. 25. — Coupe transversale dans la méso-adénohypophyse de la Truite. Fibres épendymaires. Gr. : 145.

*b) **Partie moyenne de la neurohypophyse.*** — L'image histologique de ce secteur est déterminée par la présence d'un grand nombre de cellules gliales. Les fibres épendymaires sont moins nombreuses que dans la partie craniale. Chez la Truite, ces fibres, groupées en faisceaux, traversent la partie haute de la neurohypophyse et s'appliquent sur la basale marginale (fig. 25 et 26).

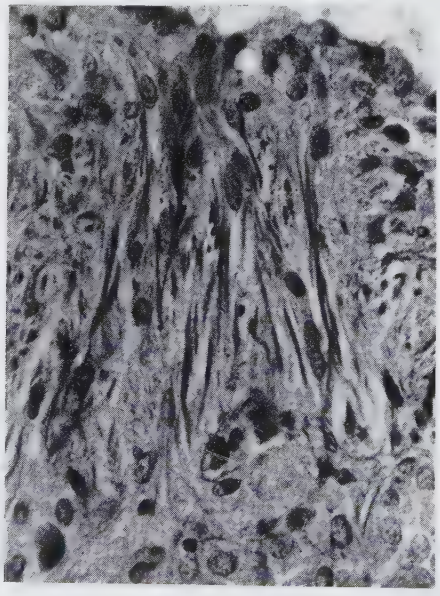


Fig. 26. — Détail du secteur moyen de la neurohypophyse moyenne. Gr. : 546.

Sous le revêtement épendymaire de la partie moyenne du récessus hypophysaire, on distingue d'abord une zone de transit des fibres neurosécrétoires Gomori-positives. Ces fibres arrivent en grande partie sur le bord latéro-antérieur de la « tige » et cheminent vers l'arrière à travers la partie moyenne de la neurohypophyse. Quelques fibres myéliniques passent également à ce niveau.

Les digitations qui pénètrent dans la méso-adénohypophyse présentent un aspect clair. Elles sont essentiellement formées par des cellules gliales (pituicytes) très allongées. Quelques prolongements d'épendymocytes peuvent être repérés. La plus grande partie des fibres nerveuses qui pénètrent dans

ces digitations sont Gomori-négatives. Sur les micrographies électroniques, on remarque cependant que les capillaires sont accompagnés de fibres crinophores. Certaines fibres se terminent sur la basale périphérique (pl. XX).

*c) **Partie caudale de la neurohypophyse.*** — Chez la Truite, cette partie de la neurohypophyse est subdivisée en de nombreux cordons qui pénètrent entre les différents îlots de la méta-adénohypophyse. Cette partie de la neurohypophyse se distingue aisément des précédentes par sa richesse en fibres Gomori-positives et sa pauvreté en éléments gliaux. L'observation au microscope électronique montre que chaque digitation peut être considérée comme un faisceau de fibres neurosécrétoires. Un nombre très important de fibres à granules élémentaires typiques cheminent côte à côte sans interposition de cellules gliales. Chez la Perche ces dernières sont dispersées; elles sont de taille assez réduite et leurs prolongements sont peu importants (pl. XXIV). Certaines fibres nerveuses sont en contact étroit avec les pituicytes qui peuvent les envelopper plus ou moins.

Des observations analogues ont été faites sur la neurohypophyse des Cyprinodontes.

Nous allons aborder ici un problème d'histologie et de cytologie particulier propre à la neurohypophyse; celui des rapports entre pituicytes et neurites crinophores.

### 5° *Rapports entre les fibres du faisceau préoptico-hypophysaire et les pituicytes.*

*a) **Travaux antérieurs.*** — Le terme de pituicyte créé par Bucy (1930) pour désigner certaines cellules gliales de la neurohypophyse du Bœuf devait en souligner l'originalité. Romeis (1940) distingue quatre types différents de pituicytes dans l'hypophyse humaine. Il fait l'inventaire de toutes les caractéristiques différentielles entre pituicytes et cellules gliales. L'attention avait été attirée sur ce type cellulaire par un certain nombre de travaux (Gersh, 1939; Morato, 1939; Griffith, 1938 *a*, *b*; Romeis, 1940; Tavarez de Sousa, 1943; Roussy et Mosinger, 1946) qui avaient conclu à une origine pituicytaire des principes hormonaux posthypophysaires et des formations colloïdes. Cette hypothèse, encore admise par Collin et Stutinsky (1949), n'est pas confirmée par les travaux ultérieurs qui mettent en évidence l'origine diencéphalique de la colloïde hypophysaire.

Dès 1950, Stutinsky, lui-même, montre que la colloïde posthypophysaire n'est pas d'origine gliocrine, mais qu'elle est étroitement associée aux fibres du faisceau préoptico-hypophysaire.

Les travaux d'électronique apportent d'importants renseignements concernant la structure des pituicytes et leurs relations avec les neurites.

Green et Van Breemen (1955) n'indiquent pas clairement si les granules de neurosécrétion se trouvent dans les axones ou dans les pituicytes.

Chez le Rat, Palay (1955-1957) signale que les pituicytes contiennent des lipoïdes et des grains osmiophiles de 150 Å qui pourraient correspondre aux grains de Palade. Il ne signale pas de grains de neurosécrétion dans ces cellules.

L'absence de grains de neurosécrétion dans les pituicytes, confirmée par les tra-

vaux de Bargmann, Knoop et Thiel (1957), Bargmann et Knoop (1957), place la discussion de l'origine gliocrine de la neurosécrétion sur un nouveau terrain. La structure des pituicytes varie considérablement en fonction de l'espèce considérée. Ils présentent rarement des structures typiques d'une activité glandulaire. Chez le Chat, Bargmann et Knoop décrivent des pituicytes possédant un ergastoplasme développé. Les relations topographiques sont très étroites entre les neurites crinophores et les pituicytes qui les enveloppent.

Chez les Poissons téléostéens, E. Legait et H. Legait (1958 *b*) attribuent un rôle aux pituicytes dans la libération de la neurosécrétion. Il est vrai que les relations topographiques entre les deux éléments peuvent être particulièrement étroites. La description d'un enroulement de cytoplasme pituicytaire autour d'une fibre crinophore dans la neurohypophyse rappelle les relations qui existent entre les cellules de Schwann et les neurites (Bargmann et Knoop, 1960).

Malgré de nouvelles hypothèses (E. Legait et H. Legait, 1958 *b*; Lévèque et Small, 1959; Bern, 1962) concernant leur intervention dans le processus de libération de la neurosécrétion, leur rôle reste encore controversé.

Nous pouvons à nouveau poser la question de leur spécificité.

Peut-on distinguer ces éléments gliaux situés dans la neurohypophyse de ceux du système nerveux central ? Peut-on leur attribuer un rôle qui diffère nettement de celui des cellules gliales ordinaires ?

De telles questions ne peuvent évidemment être résolues par les seules méthodes morphologiques. Nous avons néanmoins procédé à une étude comparative de leur morphologie et à une étude des rapports réciproques entre cellules gliales, fibres nerveuses neurocrines et récepteurs divers (cellules glandulaires, capillaires).

*b) **Comparaison des pituicytes et des cellules gliales du diencéphale.*** — D'après Horstmann (1960), les éléments gliaux ne sont que peu différenciés dans le système nerveux central des Poissons téléostéens. On n'y distinguerait que deux types d'éléments : les astrocytes fibreux ou fibroglie astrocytaire et les épendymocytes particulièrement développés dans ce groupe. Les observations au microscope électronique ont d'ailleurs montré que la séparation en types cellulaires différents était loin d'être absolue et qu'il est plus indiqué de les considérer comme représentant des états fonctionnels. Les cellules gliales du neuropile de l'hypothalamus de la Truite, du Vairon (pl. XXI *a*) et de la Perche, présentent un cytoplasme très clair ne contenant que très peu d'organites. On y distingue une substance finement fibrillaire, très peu osmiophile. L'organisation du cytoplasme est peu différenciée; quelques vésicules fines à contenu peu osmiophile sont dispersées dans la cellule. On observe rarement la présence de structures vésiculaires allongées ou de tubules. Dans le secteur que nous avons examiné, ce type cellulaire ne contient que très rarement des fibrilles gliales typiques. Les mitochondries sont très peu nombreuses. Le noyau ne présente pas de caractères spéciaux. Quelques cellules seulement contiennent des gouttelettes lipidiques ou des amas de pigments.

Leur répartition est assez particulière. Elles sont soit groupées au voisinage des capillaires, soit dans une zone paraventriculaire. Leurs

prolongements accompagnent les faisceaux nerveux formant un enchevêtrement ou neuropile. Leur structure est tout à fait analogue à celle des éléments gliaux du système nerveux central des Mammifères (Farquhar et Hartmann, 1957).

Les pituicytes de l'hypophyse nerveuse des Poissons ne présentent aucun caractère cytologique qui permette de les distinguer des cellules gliales banales que nous venons de décrire. Elles contiennent toutefois quelques granules osmiophiles ovoïdes de 0,2 à 0,6 mμ de diamètre. La comparaison des figures *a* et *b* de la planche XXI illustre très bien l'identité de l'ultrastructure de ces cellules et nous dispense d'une nouvelle description.

*c) **Comparaison avec les pituicytes du lobe nerveux d'autres Vertébrés.*** — La structure fine des pituicytes n'est encore connue que chez quelques espèces de Vertébrés. Pour notre comparaison, nous ferons donc appel à des données acquises grâce au microscope électronique aussi bien qu'aux données apportées par l'histologie et la cytologie classique.

Chez le Rat, nous avons pu observer un grand nombre d'inclusions lipidiques dans ces cellules. Leur cytoplasme est plus riche en fines structures vésiculaires et tubulaires. Leur aspect submicroscopique varie d'un pituicyte à l'autre et traduit différents états fonctionnels. D'après Brettschneider (1956), les différents types de pituicytes décrits par Romeis (1940) peuvent être distingués au microscope électronique dans l'infundibulum du Rat.

La différenciation des pituicytes est moins accusée chez les autres Vertébrés. Wingstrand (1951, p. 260) montre par des méthodes histologiques et neurohistologiques classiques que chez les différentes espèces d'Oiseaux, mais surtout chez de nombreux Reptiles, la distinction entre épendymocytes et pituicytes est délicate. La définition donnée est purement topographique : les épendymocytes représentent les éléments bordants des cavités, alors que les pituicytes sont des cellules libres disséminées dans le tissu nerveux de la posthypophyse.

Chez certains Reptiles, la pars nervosa est constituée d'une mince lame neurogliale ne possédant pas de pituicytes typiques. Wingstrand (1951) constate que les affinités tinctoriales des épendymocytes et des cellules gliales de l'éminence médiane sont analogues à celles des épendymocytes et des pituicytes de la pars nervosa. Il ne pense pas que les cellules interstitielles de la pars nervosa puissent exercer une fonction différente de celle de leurs homologues de l'éminence médiane.

*d) **Caractéristiques cytologiques des pituicytes des Poissons, en fonction de leur localisation.*** — L'examen des pituicytes des différentes parties de l'hypophyse nerveuse au microscope électronique montre que leur structure ne varie pas sensiblement en fonction de leur localisation. C'est leur forme qui pourrait tout au plus servir à les dis-

tinguer. Dans les digitations de la pro- (pl. XVI *c*) et méso-adénohypophyse, ils sont de forme allongée, alors que dans la partie postérieure de la neurohypophyse (pl. XXIV), ils sont ovoïdes.

La distinction de différents types de pituicytes n'est donc pas possible chez les Poissons que nous avons étudiés. Leurs caractéristiques cytologiques sont d'ailleurs extrêmement voisines des épendymocytes qui ne diffèrent, chez certaines espèces, que par leur richesse en fibrilles.

*e) **Structure fine des rapports neurites-pituicytes.*** — La fonction normale de la cellule gliale suppose des rapports extrêmement étroits avec les éléments nerveux. De ce fait, il est *a priori* difficile de déduire l'existence d'une fonction spéciale de l'analyse des rapports réciproques.

Les différentes images présentées par Bargmann et Knoop (1960) et E. Legait et H. Legait (1958 *b*), à l'appui de la thèse d'une participation des pituicytes au processus de libération de la neurosécrétion, ne nous paraissent pas suffisantes pour justifier leurs conclusions. E. Legait et H. Legait (1958 *b*) montrent en effet des fibres crinophores situées entre la membrane basale limitant le lobe nerveux et le noyau d'un pituicyte. Ces fibres ne présentent cependant aucune des caractéristiques des structures synaptiques auxquelles on pourrait s'attendre s'il devait y avoir échange de neurosécrétion à cet endroit. Elles sont entièrement enveloppées par le corps même du pituicyte et viennent pratiquement au contact du noyau.

De telles images sont assez fréquentes (pl. XXI *c*). Le pituicyte situé au voisinage immédiat d'un capillaire est encoché par plusieurs fibres crinophores destinées au capillaire. Mais ces fibres ne présentent pas la structure des terminaisons nerveuses au contact du pituicyte; elles vont se terminer directement sur la membrane basale du capillaire. L'interposition de prolongements pituicytaires entre les terminaisons nerveuses et la basale, à laquelle Kobayashi et coll. (1961) attribuent une certaine importance, n'est, le plus souvent, due qu'à l'incidence de coupe. Sur les coupes d'incidence favorable, ces aspects s'expliquent aisément. Les fibres crinophores abordent souvent la membrane basale des capillaires, ou celle qui limite les digitations nerveuses plus ou moins obliquement. La partie terminale s'élargit déjà à une certaine distance de la basale, son contenu est typique d'une terminaison nerveuse. Une coupe oblique à travers une telle formation peut donner des images d'interposition de prolongements de pituicytes entre la terminaison nerveuse et la basale (voir fig. 27).

Sur les coupes semi-fines, on observe très fréquemment d'importantes accumulations de neurosécrétion contre les pituicytes. Ces images correspondent à la formation de petits corps de Herring à la suite d'une déviation brusque des axones par les pituicytes. A l'intérieur de ces amas de grains élémentaires, les vésicules synaptiques sont peu nombreuses ou absentes. Les grains élémentaires sont parti-

culièrement osmiophiles et ne semblent pas être en voie de dissolution. Ces formations ne correspondent pas à des terminaisons neurosécrétoires.

*f) Problème de l'innervation des pituicytes.* — Bern (1962) envisage, à titre d'hypothèse, une régulation de la libération des neurosécrétions

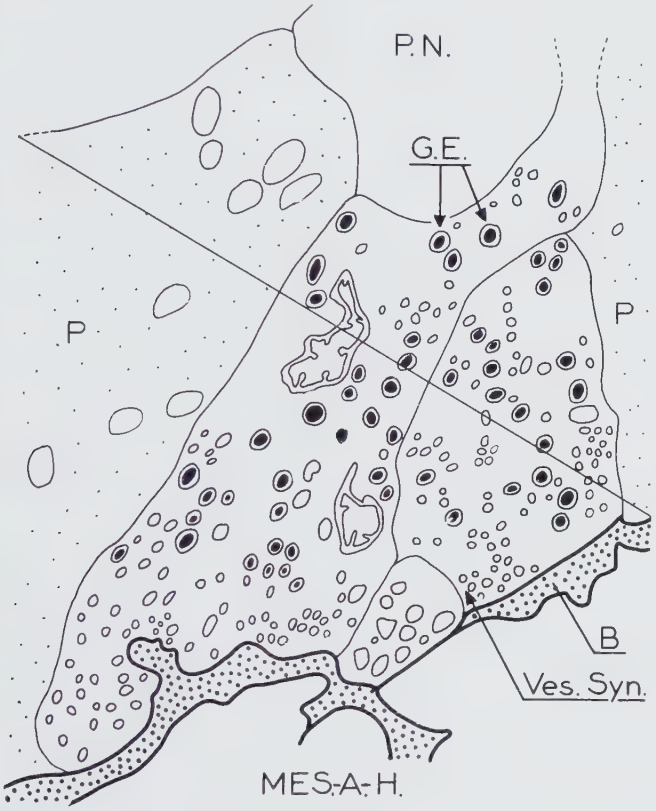



Fig. 27. — Structure d'une terminaison nerveuse sur la basale d'un processus de la méso-adénohypophyse de la Perche. C. L. Gr. : 40 000.

par l'intermédiaire des pituicytes. Il considère que cette libération pourrait être commandée par une innervation sécréto-motrice banale des pituicytes.

Nos observations sur ce point sont encore fragmentaires. La méthode des coupes fines, faites au hasard, ne permet pas d'acquérir une certitude suffisante de la terminaison effective des fibres sur les pituicytes. Seul l'examen de nombreuses coupes sériées et la reconstitution dans l'espace permettraient de conclure valablement. D'autres difficultés viennent de ce que la distinction entre fibres crinophores et fibres banales n'est pas aisée. Les fibres crinophores sont souvent

dépourvues de granules sur des secteurs assez importants et dans les parties terminales.

Ces points étant posés, nos images ne nous ont pas permis de conclure à l'existence de telles terminaisons sur les pituicytes. Nous avons cependant trouvé des formations très contournées (pl. XXIV) dans certains pituicytes. Leur nature reste à déterminer.

Leur existence poserait d'ailleurs le problème de l'innervation des cellules gliales, car nous l'avons montré, les pituicytes des Poissons présentent tous les caractères des cellules gliales du système nerveux central.

*g) **Rôle des pituicytes.*** — Nos observations micro-électroniques concernant la structure des pituicytes, leurs relations avec les capillaires et les axones ne nous incitent pas à attribuer un rôle spécifique à ces éléments dans la transmission ou la libération de la neurosécrétion dans la neurohypophyse des Poissons. Les pituicytes des Poissons sont très peu différenciés et, de ce fait, leur ressemblance avec les éléments gliaux du diencéphale est particulièrement frappante.

Notons que certains travaux classiques (Stutinsky, 1957) avaient déjà insisté sur la nature gliale des pituicytes des Mammifères et sur l'absence d'une innervation propre de ces cellules chez les Vertébrés inférieurs.

Les caractéristiques cytologiques essentielles de ces éléments : appareil de Golgi réduit, réticulum endoplasmique très pauvre en vésicules ou saccules, ne sont pas celles des cellules à activité glandulaire. Les quelques corps osmiophiles rencontrés dans certains pituicytes ne représentent probablement pas des produits de sécrétion, mais ils résultent d'une dégénérescence de certains organites cellulaires. Ce type de structures se trouve dans d'autres cellules.

La fonction la plus probable des pituicytes est celle de toutes les cellules gliales du système nerveux central; leur originalité, surtout fondée sur la cytologie particulière des cellules interstitielles de la pars nervosa de quelques Mammifères, n'apparaît pas chez les Vertébrés inférieurs. Dans ces conditions, l'emploi du terme de pituicyte peut ne pas paraître justifié, si l'on considère que cette dénomination ne doit s'appliquer qu'à des cellules présentant des caractères différentiels par rapport aux éléments gliaux. La définition originale de Bucy (1930) et Griffiths (1938 *a*, *b*), élargie par Romeis (1940), s'applique à toutes les cellules interstitielles d'origine neurectodermique du lobe nerveux. Une telle définition, essentiellement topographique et embryologique, peut convenir pour les cellules gliales de la neurohypophyse des Poissons.

## *II. — ÉTUDE DES CONNEXIONS NEUROVASCULAIRES ET NEUROGLANDULAIRES DANS L'HYPOPHYSE*

### *1° Généralités.*

L'hypophyse des Vertébrés tétrapodes ne se trouve pas en contact direct avec le lobe nerveux. Le contrôle hypothalamique des différentes fonctions glandulaires de l'hypophyse se fait par l'intermédiaire d'un relais neurovasculaire situé dans l'éminence médiane. La pars distalis ne reçoit pas d'innervation directe, si l'on fait abstraction des fibres d'origine sympathique qui accompagnent les vaisseaux sanguins.

Chez les Poissons téléostéens, par contre, l'adénohypophyse est en contact direct avec les différentes digitations de la neurohypophyse. Les relations hypothalamo-hypophysaires peuvent s'établir par deux voies : la voie directe, qui implique l'existence de contacts neuroglandulaires, et la voie neurohumorale qui suppose la présence de liaisons neurovasculaires analogues à celles qui existent dans l'éminence médiane des autres Vertébrés.

La juxtaposition étroite de tous les éléments intervenant dans les deux types de régulation, à l'intérieur d'un complexe neuro-adénohypophysaire, rend l'analyse morphologique des différents types de contrôle particulièrement délicate. Nous nous sommes surtout intéressé aux terminaisons neurosécrétoires plus faciles à localiser et dont l'origine est actuellement la mieux connue. Il reste cependant à déterminer l'origine et le rôle des fibres nerveuses banales qui entrent dans les différentes digitations nerveuses de la neurohypophyse, et dont le rôle dans le contrôle hypothalamique des fonctions adénohypophysaires ne peut être *a priori* négligé. Leur importance est mise en évidence dans le travail de Barry et Cotte (1961) sur la structure fine de l'éminence médiane du Cobaye.

Chez les Poissons, les deux principaux centres neurosécrétoires de l'hypothalamus, les noyaux préoptiques et les noyaux latéraux du tuber, envoient leurs axones dans le complexe hypophysaire. Nous avons montré antérieurement que les neurosécrétions des deux systèmes diffèrent par leur taille moyenne maximum et par leur osmiophilie.

Elles peuvent, d'autre part, être distinguées — bien qu'avec difficulté — par les méthodes histochimiques appliquées sur les coupes histologiques classiques ou sur les coupes semi-fines.

On admet en général (voir chapitre N. L. T.) que les neurosécrétions du N. P. O. sont Gomori AF et bleu alcian positives, alors que celles du N. L. T. sont, chez certaines espèces, P. A. S. - positives. Cette réaction au P. A. S. ne présente cependant ni la franchise, ni le même degré d'électivité que celle de Gomori pour les neurosécrétions du

noyau préoptique. Ce manque d'électivité est un handicap sérieux dans l'étude de la répartition des terminaisons neurosécrétoires du noyau latéral du tuber dans l'hypophyse. Ces fibres aboutissent en effet, comme nous allons le montrer, sur les basales qui limitent le lobe nerveux ou les capillaires, structures elles-mêmes fortement P. A. S. - positives.

L'observation de Enami (1955) est en désaccord avec la règle générale sur les affinités tinctoriales et les propriétés histochimiques des deux types de neurosécrétion. Enami (1955) montre que les neurosécrétions du noyau latéral du tuber de *Parasilurus asotus* sont également Gomori-positives.

Cette exception ne peut être négligée dans la discussion générale concernant la répartition des différents faisceaux nerveux hypothalamiques dans l'hypophyse. Elle montre la valeur toute relative des critères tinctoriaux dans l'étude de l'innervation de la neurohypophyse et de l'adénohypophyse.

### 2° *Travaux histologiques antérieurs.*

De très importantes variations spécifiques portant sur la morphologie et la physiologie des noyaux hypothalamiques sécréteurs d'une part, et sur la topographie des zones innervées dans l'hypophyse d'autre part, font qu'actuellement les observations faites semblent souvent assez contradictoires. A quelques exceptions près, sur lesquelles nous reviendrons, les études, mêmes récentes, sont histologiques. Elles concernent surtout l'innervation neurosécrétoire d'origine préoptique, plus facile à mettre en évidence à l'aide des techniques histologiques classiques.

Bien que des améliorations techniques récentes (Leray, Seite et Stahl, 1961) aient augmenté la sélectivité des colorations utilisées pour la mise en évidence des neurosécrétions préoptiques, ces méthodes sont limitées par un double handicap : la faible résolution du microscope ordinaire et par le seuil de sensibilité des méthodes de coloration.

Elles ont cependant permis d'obtenir de très précieux renseignements sur la répartition des fibres neurosécrétoires dans la neurohypophyse, et les résultats obtenus constituent la base de toute analyse à l'échelle submicroscopique.

Nous retrouvons ici des travaux (Bargmann, 1953; Diepen, 1953-1954) déjà cités et en partie analysés à d'autres points de vue.

Le mémoire de Stutinsky (1953) apporte d'intéressantes précisions sur l'innervation de l'hypophyse de l'Anguille. L'emploi des méthodes d'imprégnation argentique, selon Bodian, lui permet de confirmer le cheminement des fibres tubériennes vers la partie antérieure de l'hypophyse. Il ne peut cependant déterminer le point d'aboutissement exact de ces fibres. Rappelons que chez cette espèce, le noyau latéral du

tuber se trouve à proximité immédiate de l'hypophyse et que, selon Stutinsky, certains neurones peuvent même migrer dans la partie nerveuse. Cette observation présente un intérêt certain dans la discussion de l'homologie de la « tige » hypophysaire avec celle des Vertébrés tétrapodes. L'innervation Gomori-négative mais P. A. S. - positive vient aboutir dans la partie antérieure haute de la neurohypophyse du Muge (Stahl, 1953).

C'est la méso-adénohypophyse qui semble présenter le plus de variations quant à la richesse et la nature de son innervation suivant les espèces.

Chez l'Hippocampe (Da Lage, 1958), des fibres aldéhyde fuchsine positives aboutiraient autour des cellules basophiles gonadotropes.

Legait (1957) signale des terminaisons neurosécrétoires au voisinage des cellules cyanophiles de douze espèces de Poissons d'eau douce. Il n'exclut cependant pas l'existence de contacts neuroglandulaires sur les cellules acidophiles. Leray, Seite et Stahl (1961) et Stahl et Leray (1962) signalent la présence de neurosécrétions bleu alcian positives au voisinage des cellules acidophiles de la méso-adénohypophyse de Mugil. Chez *Scorpæna porcus*, par contre, quelques gouttelettes peuvent être trouvées entre les cellules basophiles. Aucune fibre neurosécrétoire ne pénètre dans la méso-adénohypophyse de *Morone labrax*.

Dans l'hypophyse de la Truite, Billenstien (1962) situe l'arrivée des fibres tubériennes dans la partie postérieure de la méso-adénohypophyse.

### *3° Observations histologiques personnelles.*

Nous avons plus spécialement examiné nos préparations d'hypophyse de *Cyprinodontes : Lebistes reticulatus, Xiphophorus helleri, Mollienisia sphenops*. Chez ces espèces, le noyau latéral du tuber est peu développé ou absent (Charlton, 1932 et Scharrer, 1937). Les digitations nerveuses qui pénètrent dans la méso-adénohypophyse sont relativement riches en neurosécrétions aldéhyde fuchsine et Gomori-positives. Les fibres de ce type suivent les capillaires centrifuges sur une certaine distance; leurs terminaisons ne peuvent être situées exactement sur les préparations histologiques.

Cette innervation neurosécrétoire de la méso-adénohypophyse peut être mise en évidence dans l'hypophyse des jeunes qui viennent de naître (+35 jours). L'image histologique que l'on observe suggère que ces fibres se terminent autour des capillaires de cette partie de l'hypophyse.

La riche innervation de la méso-adénohypophyse en fibres Gomori-positives est assez remarquable. Nous ne sommes pas encore en mesure de définir l'importance fonctionnelle de cette disposition particulière de l'innervation. Il n'est cependant pas sans intérêt de considérer qu'il

s'agit d'espèces à noyau latéral du tuber peu ou pas développé. Dans ces conditions, le noyau préoptique pourrait, au moins en partie, assurer certaines fonctions de contrôle qui sont normalement placées sous la dépendance du noyau latéral du tuber.

Il est certain que cette hypothèse doit être vérifiée et que l'absence du N. L. T. doit être confirmée par une étude au microscope électronique.

Une deuxième observation faite sur des coupes d'hypophyse de *Carassius*, colorées au bleu alcian P. A. S., situe bien la difficulté de l'analyse de l'innervation des différents lobes hypophysaires.

On constate, en effet, que les différentes digitations nerveuses sont alignées dans le sens rostro-caudal et que, dans certains cas, il peut y avoir formation d'un cordon longitudinal de tissu nerveux touchant successivement les régions profondes des trois lobes hypophysaires. Les fibres bleu alcian positives obliquent latéralement, passent par la pro- et la méso-adénohypophyse et atteignent finalement la méta-adénohypophyse. Ce tractus nerveux passe notamment entre les cellules cyanophiles de la partie ventrale de la méso-adénohypophyse. Le faisceau de fibres nerveuses est assez bien délimité; il reste de même diamètre depuis la partie antérieure jusqu'à sa partie terminale qui s'intègre à nouveau dans la digitation nerveuse principale au contact de la méta-adénohypophyse. On peut se demander dans quelle mesure ce faisceau participe à l'innervation des lobes qu'il traverse successivement.

### 4° *Travaux de microscopie électronique.*

Le premier travail de microscopie électronique consacré au problème des relations hypothalamo-hypophysaires chez les Poissons téléostéens est dû à Legait et Legait (1958 *a*, *b*). Ils constatent que chez la Carpe et chez la Truite, la neurohypophyse est séparée de l'adénohypophyse par une double membrane (basale) interrompue par endroits. Il y aurait passage de fibres nerveuses dans l'adénohypophyse à travers ces ouvertures, mais les images publiées à l'appui de cette affirmation ne sont pas très convaincantes. Bargmann et Knoop (1960) ont surtout étudié les contacts neuroglandulaires entre les fibres neurosécrétoires Gomori-positives et les cellules de la méta-adénohypophyse de *Gadus morhua*. Une étude précédente (Bargmann, 1953) avait montré une intrication particulièrement étroite entre les fibres crinophores et les éléments glandulaires chez cette espèce. Il n'y a pas de basale entre neuro- et adénohypophyse chez cette espèce, et les fibres nerveuses aboutissent probablement directement sur les cellules épithéliales. Bargmann et Knoop (1960) notent cependant qu'il est difficile d'affirmer que ces contacts correspondent à des terminaisons nerveuses et non à des contacts fortuits entre fibres et cellules. La pau-

vreté en vésicules synaptiques des coupes d'axones des figures 15 et 16 plaiderait, à notre avis, plutôt en faveur de la dernière possibilité. Ces auteurs considèrent d'ailleurs que la plus grande partie des fibres crinophores aboutit sur les capillaires.

### 5° *Observations sur la structure des terminaisons crinophores et sur les modalités d'excrétion des neurosécrétions.*

L'analyse morphologique des relations neuroglandulaires et neurovasculaires suppose la connaissance de critères permettant de définir les terminaisons des fibres crinophores. Celles-ci peuvent, en effet, s'appliquer contre des cellules glandulaires ou contre des capillaires sur une certaine longueur, sans que pour autant on puisse affirmer l'existence d'échanges.

Seule la comparaison avec les structures terminales des fibres nerveuses banales, connues grâce aux travaux des neurohistologistes au microscope électronique (de Robertis et Bennett, 1954; Palay, 1955, 1958 *b*; de Robertis, 1959), permet de définir les caractéristiques morphologiques des terminaisons neurosécrétoires.

Les structures synaptiques banales sont en effet caractérisées par la présence de nombreuses et fines vésicules claires (200-600 Å), assez abondantes, que l'on désigne sous le nom de « vésicules synaptiques », bien que ces structures puissent également se trouver en moindre abondance dans d'autres parties de l'axone. La forme très irrégulière et l'abondance des mitochondries sont également caractéristiques. La partie terminale des fibres est dépourvue de neurofilaments. Les jonctions entre éléments de nature nerveuse présentent des encroûtements locaux de la membrane présynaptique et parfois postsynaptique.

Il n'est pas sans intérêt de constater que des terminaisons nerveuses particulières, comme par exemple les jonctions neuromusculaires, présentent une morphologie tout à fait comparable (Palade, 1954; Robertson, 1954-1956).

Les terminaisons nerveuses neurosécrétoires diffèrent des synapses par leur localisation et par leur contenu. Elles s'appliquent, comme nous allons le voir en détail plus loin, contre la membrane basale limitant certaines structures hypophysaires.

Une coupe longitudinale favorable d'une terminaison nerveuse sur la basale marginale du processus a servi de base au schéma (fig. 27, p. 101). Les grains élémentaires de neurosécrétion sont assez nombreux dans la zone préterminale de l'axone; leur nombre diminue très nettement dans la partie terminale fortement élargie. Très fréquemment, la partie terminale est entièrement dépourvue de grains de neurosécrétions typiques et ne contient plus que des mitochondries de forme assez irrégulière et de très nombreuses vésicules dont la taille

et l'aspect sont comparables à celles des vésicules « synaptiques ». Ce terme est utilisé depuis Palay (1955) pour la composante vésiculaire bien que, jusqu'à présent, l'homologie entre vésicules synaptiques vraies et vésicules fines des terminaisons nerveuses neurosécrétoires n'ait pas été établie d'une façon formelle. On ne peut invoquer, en faveur de cette homologie, que la taille et l'aspect de ces vésicules dans les deux types de terminaisons. Holmes et Knowles (1960) attirent l'attention sur le fait que cette dénomination implique également une fonction précise dans la transmission de l'influx nerveux. Il est bon de souligner que la composition chimique du contenu des fines vésicules claires des terminaisons neurosécrétoires est encore inconnue actuellement. Il est possible qu'elles renferment des substances du type neuro-transmetteur analogues à celles contenues dans les vésicules synaptiques des synapses banales (de Robertis, 1959).

Les premiers résultats concernant la présence de cholinestérase dans les terminaisons nerveuses neurosécrétoires sont contradictoires. Koelle et Geesy (1961) signalent que les terminaisons nerveuses de la neurohypophyse du Chat contiennent de la cholinestérase. D'après Holmes (1962), la réaction à la cholinestérase est faible ou négative dans la neurohypophyse du Singe, du Rat et du Lapin. Une réaction plus forte mais encore douteuse a été trouvée dans la neurohypophyse du Porc-épic. Le noyau préoptique et le noyau paraventriculaire de toutes les espèces citées seraient nettement positifs.

*Les mécanismes de la libération* des neurosécrétions dans les terminaisons neurovasculaires et neuroglandulaires sont à peine étudiés. La coexistence de « vésicules synaptiques » et de granules neurosécrétoires pose le problème de l'évolution et du rôle respectif de ces structures dans la libération de la neurosécrétion. La planche XXII montre une série de jonctions neuroglandulaires et neurovasculaires intéressées à différents niveaux par la coupe. Les terminaisons neuroglandulaires de la partie supérieure de la photo sont coupées dans la partie tout à fait terminale.

Elles contiennent de nombreuses vésicules claires dont le diamètre varie dans d'assez larges limites. Leur contenu est assez faiblement osmiophile. Certains grains, de faible taille, sont nettement osmiophiles et représentent des grains de neurosécrétion en voie de décharge.

D'après nos images (pl. XXII) dont l'interprétation reste délicate, deux processus de décharge pourraient être envisagés. La planche XXII montre qu'il se produit une diminution de l'osmiophilie des grains élémentaires. Ceux-ci semblent diminuer de diamètre par suite de la libération de leur contenu. La diminution de taille n'est pas un phénomène général. Dans certaines grandes vésicules, on trouve, en effet, une faible quantité de matériel osmiophile qui semble attester leur origine neurosécrétoire.

Il n'est cependant pas impossible qu'à ce mécanisme de libération par diffusion à travers la membrane de la vésicule, se superpose un processus de bourgeonnement aboutissant à la fragmentation des

grains élémentaires en des sous-unités moins osmiophiles, mais plus nombreuses. Nous avons observé quelques images (pl. XXVI) de grains élémentaires dont la membrane limitante présente des boursouflures qui représentent probablement des amorces de bourgeonnement.

La capacité de bourgeonnement des grains élémentaires pourrait s'expliquer en considérant leur origine. Ils dérivent du complexe golgien neuronal par un processus de bourgeonnement que nous avons décrit. On peut admettre que dans certaines conditions, cette capacité de bourgeonnement peut à nouveau se manifester en facilitant la libération du contenu vésiculaire.

Des observations plus nombreuses sont nécessaires pour préciser les conditions du déclenchement de ce processus. Un autre problème reste à résoudre : celui de savoir dans quelle mesure le processus de libération diffère d'après la nature du contenu vésiculaire.

*D'après nos observations,* les vésicules claires sont susceptibles de représenter un mélange d'éléments dont l'origine et le rôle ne peuvent pas encore être définis. Pour un certain nombre d'entre elles, l'hypothèse d'une filiation directe à partir des grains de neurosécrétion ne peut être écartée. Les résultats de l'analyse morphologique du processus de libération des neurosécrétions ne nous incitent pas à admettre que toutes les vésicules claires représentent de vraies vésicules « synaptiques ».

### *6° Localisation des terminaisons neurosécrétoires.*

L'analyse, au niveau des ultrastructures, des rapports entre les fibres nerveuses et différentes structures hypophysaires présente un double intérêt. La connaissance de la localisation exacte des terminaisons nerveuses permet, en effet, de concevoir quelles sont les modalités du contrôle hypothalamique des fonctions hypophysaires. La présence de jonctions neuroglandulaires implique un contrôle nerveux direct, alors que l'existence de jonctions neurovasculaires représente une indication d'un mécanisme de transmission par l'intermédiaire de la voie vasculaire.

La structure même des fibres et des terminaisons nerveuses crinophores fournit des indications sur leur origine dans l'hypothalamus. Cette détermination suppose évidemment une étude préalable des différents noyaux hypothalamiques susceptibles de participer à l'innervation de l'hypophyse et la détermination précise des caractéristiques de leurs sécrétions.

Jusqu'à présent, ces caractéristiques ne sont connues que pour les sécrétions des deux principaux noyaux innervant l'hypophyse : le noyau préoptique et le noyau latéral du tuber chez la Truite (Follenius, 1962 *a*, 1963). L'analyse détaillée de l'innervation de la neurohypophyse de cette espèce, possible grâce au microscope électronique,

montre cependant que des fibres de nature et de structure extrêmement variées y aboutissent. Nos connaissances de la structure fine des différents noyaux de l'hypothalamus sont encore insuffisantes, surtout en ce qui concerne les noyaux élaborant des neurosécrétions Gomori-négatives. De ce fait, l'origine de certaines fibres neurohypophysaires crinophores devra être précisée ultérieurement.

Dans ces conditions, notre effort principal a porté sur la localisation des jonctions neuroglandulaires et neurovasculaires dans les différentes parties de l'hypophyse.

## A. — TERMINAISONS NERVEUSES DANS LA MÉTA-ADÉNOHYPOPHYSE

*a) **Terminaisons neuroglandulaires dans la méta-adénohypophyse de la Truite et de la Perche.*** — Les relations entre le lobe nerveux et les cellules de la méta-adénohypophyse diffèrent suivant les espèces.

*Chez la Truite et chez la Perche,* que nous avons spécialement étudiées, de très nombreuses fibres crinophores appartenant au faisceau préoptico-hypophysaire aboutissent sur la basale séparant la neurohypophyse de l'adénohypophyse. La terminaison présente tous les caractères définis plus haut, mais la membrane terminale ne présente pas d'encroûtements osmiophiles comme la membrane présynaptique. Elle peut, par contre, envoyer quelques digitations extrêmement fines dans la partie claire de la basale sans la franchir. L'interposition d'une membrane basale entre les terminaisons nerveuses et les éléments glandulaires ne constitue pas un obstacle à l'échange des substances apportées par les axones. D'autres types de jonctions : neurovasculaires, neuromusculaires, présentent une structure comparable. La séparation entre l'axone et le récepteur y est également assurée par une membrane basale bien développée.

Les cellules glandulaires innervées ne présentent aucune différenciation spéciale de leur cytoplasme apical tourné vers la membrane basale. L'influence des neurosécrétions libérées par les terminaisons ne se traduit pas du point de vue morphologique.

*b) **Essai d'interprétation fonctionnelle.*** — La présence de jonctions neuroglandulaires dans ce lobe hypophysaire pose le problème de la profondeur d'action des substances libérées. La discussion de cette question est encore très ouverte, mais quelques considérations anatomiques et histologiques nous conduisent à admettre une action locale du système nerveux. Chez la Perche, les cellules glandulaires munies de grains de sécrétion typiques forment une assise presque épithéliale autour des digitations neurohypophysaires. Quelques cellules plus profondes, en relation avec la basale par un pédoncule cytoplasmique plus ou moins allongé, présentent le même aspect. En profondeur, les

cellules les plus éloignées des basales présentent un aspect peu différencié. Leur cytoplasme, pauvre en citernes ergastoplasmiques et en vésicules du réticulum endoplasmique, ne semble pas être le siège d'une activité glandulaire. C'est la polarisation générale de ce lobe vers les digitations nerveuses qui pourrait faire penser à une influence locale de l'innervation sur le fonctionnement glandulaire des cellules. Cette polarisation très nette chez la Perche est moins accusée chez la Truite, mais reste cependant nettement perceptible.

Quant à la fonction qui se trouve sous le contrôle de ces fibres nerveuses préoptiques, nous ne possédons que de rares renseignements provenant d'interventions expérimentales. Mellinger (1962) montre qu'une section du faisceau préoptico-hypophysaire dans sa partie antérieure entraîne un noircissement permanent des petites Roussettes. Il conclut, dans ce cas, à une levée de l'inhibition de la fonction mélanophoro-dilatatrice située dans le lobe intermédiaire. Des observations analogues font encore défaut chez les Poissons téléostéens. La polarisation de ce lobe glandulaire, dont les cellules marginales juxtanerveuses sont les plus riches en produits de sécrétion stockés, pourrait s'expliquer par l'influence d'une action inhibitrice exercée par les terminaisons nerveuses neurosécrétoires.

Cette hypothèse ne tient pas compte de la disposition marginale du réseau vasculaire commun aux digitations nerveuses et au lobe intermédiaire. L'influence de chacun des deux systèmes sur la disposition cellulaire, dans la méta-adénohypophyse, ne peut être déterminée en se basant uniquement sur les rapports entre les différentes structures. D'autres considérations, notamment physiologiques, devraient être discutées plus en détail. Nous ne pouvons le faire dans ce travail sans sortir du cadre de notre sujet.

*c) Rapports neuroglandulaires dans la méta-adénohypophyse des Cyprinodontes* **Lebistes, Xiphophorus** *et chez* **Phoxinus lævis.** — Chez ces espèces, la séparation entre neurohypophyse et méta-adénohypophyse est moins nette. La basale, toujours bien développée chez *Perca* et *Salmo irideus*, fait défaut sur une bonne partie des digitations allant vers la méta-adénohypophyse. Les fibres crinophores pénètrent directement dans la méta-adénohypophyse. Certaines fibres isolées sont entourées par les cellules glandulaires. Le contact neuroglandulaire est extrêmement étroit chez ces espèces. Les fibres nerveuses viennent aboutir contre les cellules glandulaires. La structure interne des terminaisons est typique ; des « vésicules synaptiques » sont mélangées aux granules élémentaires de neurosécrétion. L'axolemme ne présente pas d'encroûtements osmiophiles. D'après nos observations, les fibres nerveuses ne se terminent pas sur une seule cellule, mais il semble que leur partie terminale puisse entrer en contact avec plusieurs cellules glandulaires. Celles-ci ne sont pas spécialement différenciées au contact des neurites.

*d) Rapports neurovasculaires dans la partie postérieure de la neurohypophyse.* — Au microscope électronique, on retrouve les importantes concentrations de fibres crinophores déjà décrites en histologie à la périphérie des capillaires sinusoïdes, situés entre neuro- et méta-adénohypophyse. Ces capillaires, souvent adossés à la basale, sont au contact des fibres nerveuses sur l'une de leurs faces (pl. XXIV). Sur chaque coupe, plusieurs terminaisons nerveuses typiques s'appliquent contre le capillaire. Elles se distinguent des très nombreuses sections d'axones crinophores situés contre la basale grâce à leur constitution. Toutes les particularités décrites plus haut peuvent être décelées : absence de neurofilaments, abondance de vésicules claires de petit diamètre, présence de nombreuses mitochondries, diminution légère de la taille et de l'osmiophilie des granules élémentaires de neurosécrétion (pl. XV *d*).

Les terminaisons nerveuses crinophores s'appliquent directement contre la membrane basale des capillaires, sans interposition de prolongements pituicytaires. Ceux-ci, peu nombreux, cheminent parallèlement aux terminaisons nerveuses et aux axones. Dans quelques cas, des incidences de coupe particulières pourraient faire penser à une interposition de cytoplasme pituicytaire entre les terminaisons et les capillaires.

Les capillaires de la partie postérieure de la neurohypophyse ont une paroi assez mince; l'endothélium, de très faible épaisseur, est appliqué contre la basale. Celle-ci est par endroits double et entoure des îlots cytoplasmiques de nature probablement conjonctive.

Le passage des neurosécrétions à travers la paroi des capillaires échappe à l'observation. Les grains semblent subir un processus de désagrégation et de dissolution. C'est sous forme dissoute que s'opère probablement le transport des substances actives vers la circulation sanguine. Nous n'avons jamais pu mettre en évidence des grains de neurosécrétion typiques dans la basale des capillaires ou dans la lumière de ceux-ci.

La partie postérieure de la neurohypophyse reçoit non seulement des fibres crinophores du noyau préoptique, mais également quelques fibres nerveuses, banales, et un faisceau assez important de fibres faiblement myélinisées contenant des neurosécrétions (pl. XXV *a*). Le diamètre des granules élémentaires contenus dans ce type de fibre est extrêmement voisin de celui des granules des fibres amyéliniques. Chez la Perche, elles se trouvent dans la partie haute postérieure de la neurohypophyse, mais leur terminaison n'a pas encore pu être déterminée. L'origine de ces fibres, que nous avons également trouvées dans la partie moyenne sous-épendymaire de la neurohypophyse de la Truite, reste à déterminer.

S'agit-il de quelques fibres du noyau préoptique myélinisées, ou — hypothèse plus intéressante — d'un faisceau crinophore autonome provenant d'un noyau du système nerveux central non identifié ? Dans

les travaux antérieurs concernant l'ultrastructure de la neurohypophyse des différents Vertébrés, la présence de fibres neurosécrétoires myélinisées est signalée chez la Carpe (Legait et Legait, 1958 *b*) et chez la Poule (Duncan, 1955). De telles fibres ont également été trouvées dans l'hypothalamus ventral de la Roussette (Mellinger, Follenius et Porte, 1962).

L'existence de fibres myéliniques dans le lobe nerveux de différents Vertébrés avait fait l'objet de quelques observations histologiques, commentées par Stutinsky (1957).

### B. — TERMINAISONS NERVEUSES NEURO-GLANDULAIRES ET NEURO-VASCULAIRES DANS LA MÉSO-ADÉNOHYPOPHYSE

***Chez la Perche,*** les terminaisons neuroglandulaires sont essentiellement situées au contact de la partie supérieure des différents cordons et lames de cellules glandulaires. La partie périphérique de ces cordons est presque exclusivement constituée de cellules acidophiles (Kerr, 1942 *b*) dont nous avons décrit les caractéristiques ultrastructurales (Follenius et Porte, 1961 *b*). Les terminaisons nerveuses contenant des granules élémentaires de neurosécrétions typiques, et de nombreuses vésicules fines faiblement osmiophiles, s'appliquent contre la basale qui sépare adéno- et neurohypophyse (pl. XXII et XXVI).

L'analyse qualitative de l'innervation de la méso-adénohypophyse est extrêmement complexe. Les terminaisons de fibres provenant du noyau préoptique sont relativement peu abondantes dans cette partie de l'hypophyse. Nos observations au microscope électronique confirment, sur ce point, les constatations que l'on peut faire sur les préparations histologiques colorées à l'aldéhyde fuchsine ou au bleu alcian. La taille des grains osmiophiles de la planche XXII est un peu plus faible que celle des grains du secteur postérieur de la neurohypophyse. Le diamètre maximum moyen déterminé par la mesure de 100 grains est de 875 Å seulement. Leur osmiophilie est plus faible que celle des grains du secteur caudal de la neurohypophyse. D'après ces critères, il est permis d'envisager qu'il puisse s'agir de fibres d'origine tubérienne, bien que nous n'ayons encore aucun renseignement sur la taille des sécrétions tubériennes de cette espèce.

Seule une étude ultérieure pourra préciser s'il existe une spécificité de localisation des différents types de fibres sur les cellules glandulaires et sur les capillaires. Nos résultats actuels apportent surtout la démonstration de ces contacts.

Chez la Perche, les fibres nerveuses neurosécrétoires ne pénètrent pratiquement pas dans la partie ventrale de la méso-adénohypophyse. Les digitations nerveuses entourent surtout les cordons de cellules acidophiles de la partie dorsale de la méso-adénohypophyse.

***Chez la Truite,*** ce sont les contacts neurovasculaires qui sont les plus évidents, mais des contacts neuroglandulaires ont également été mis en évidence à la périphérie des digitations nerveuses.

A un faible grossissement (pl. XXVII *a*), l'alignement palissadique des terminaisons nerveuses sur la basale du capillaire est très évident. La partie ventrale du processus, par contre, est essentiellement formée par des prolongements gliaux, mais un certain nombre d'axones pauvres en vésicules et en granules élémentaires sont également intéressés par la coupe. A un grossissement plus élevé (pl. XXVII *b*), on constate que ces terminaisons s'appliquent directement sur la basale sans aucune interposition d'éléments gliaux. A l'intérieur des terminaisons, on reconnaît les vésicules « synaptiques » peu osmiophiles et les granules de neurosécrétions dont la taille ne dépasse guère celle des vésicules synaptiques. Ces deux images démontrent l'importance de l'innervation des capillaires qui parcourent ces digitations. Des fibres transportant des granules de neurosécrétions de taille plus élevée se terminent également sur ces capillaires (pl. XXVIII).

Des contacts neuroglandulaires directs, sans interposition de la basale, existent chez *Lebistes* et chez *Phoxinus*.

***Chez les Lebistes,*** quelques fibres riches en vésicules synaptiques, mais ne contenant pas de neurosécrétion à ce niveau, aboutissent entre les cellules basophiles de la méso-adénohypophyse (fig. 28 et 29).

**Chez *Phoxinus,*** des fibres contenant des neurosécrétions fines quittent les digitations limitées par la basale, avant d'entrer en contact avec les cellules glandulaires de la méso-adénohypophyse (pl. XXIX *a*). Dans cette espèce, les digitations nerveuses pénètrent les différentes parties de la méso-adénohypophyse; elles peuvent entrer en contact avec les cellules basophiles (pl. XXIX *a*).

L'innervation de ce secteur de l'hypophyse de *Phoxinus* est intéressante à un autre point de vue. D'après Scharrer (1937), qui se réfère à Charlton (1932), cette espèce ne posséderait pas de noyau latéral du tuber. L'analyse de l'innervation de la méso-adénohypophyse montre cependant que deux types de fibres crinophores viennent, comme chez d'autres espèces, aboutir dans cette partie. On distingue quelques fibres contenant des granules élémentaires très osmiophiles et dont la taille est voisine de celle des granules des fibres allant vers la méta-adénohypophyse. Elles correspondent aux fibres A. F. positives (voir pl. XXIX *a*) que les méthodes histologiques permettent de mettre en évidence.

La plus grande partie des fibres contiennent des neurosécrétions moins osmiophiles et de plus faible taille (ø maximum moyen : 760 Å), mélangées à un grand nombre de « vésicules synaptiques » (fig. 29). Cette observation pose le problème de l'origine de ces fibres. L'absence de formation équivalente au noyau latéral du tuber des autres Poissons

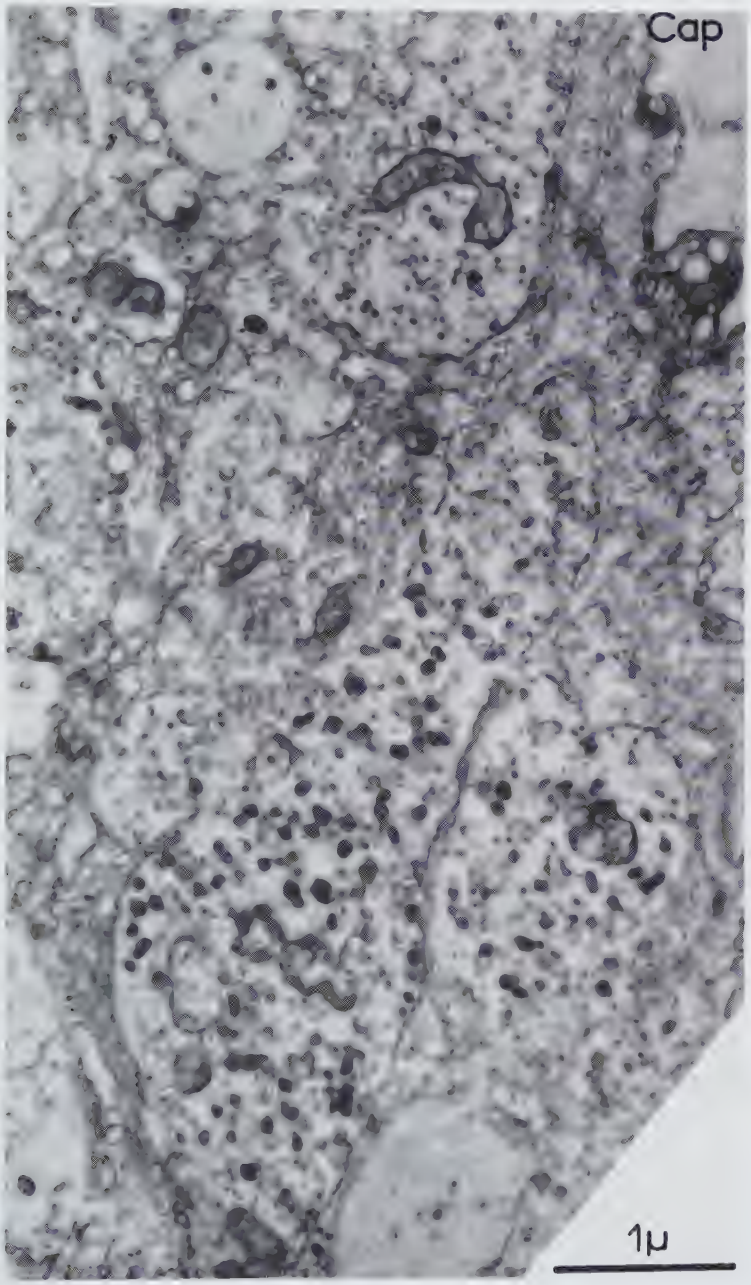



Fig. 28. — Terminaisons neurosécrétoires
sur un capillaire de la méso-adénohypophyse de la Truite.
Gr. : 30.000.

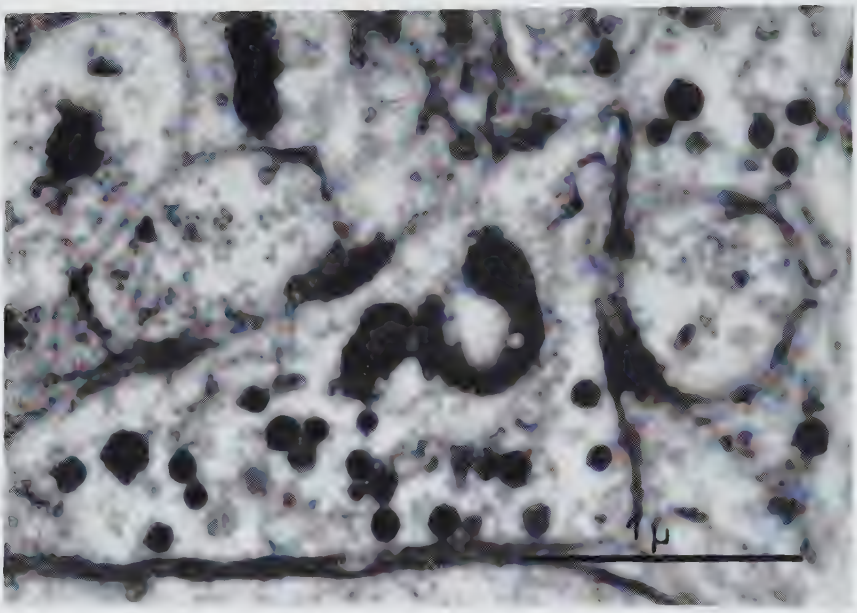



FIG. 29. — Terminaisons nerveuses dans la partie ventrale de la méso-adénohypophyse de *Lebistes*. Au centre, un fragment de cytoplasme d'une cellule basophile. Gr. : 45 000.

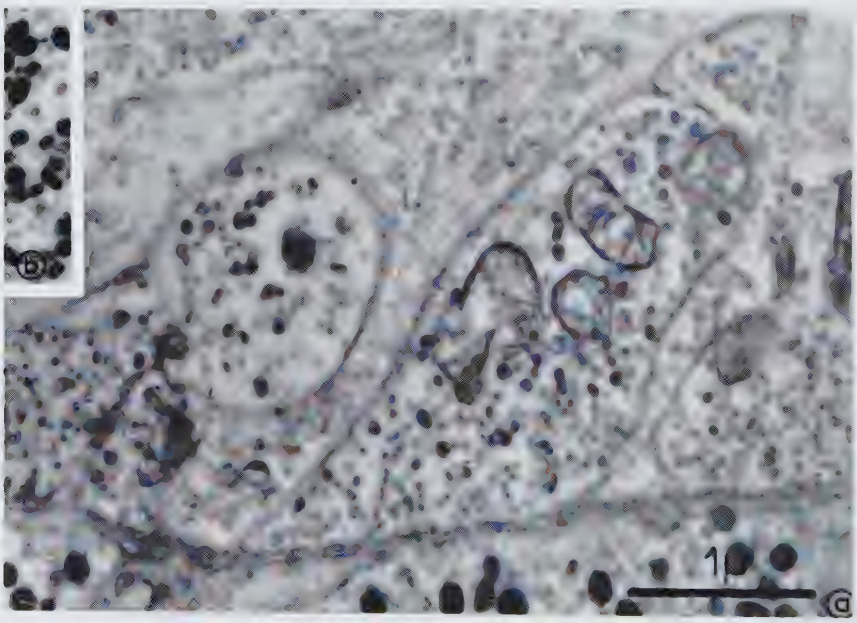



FIG. 30. — *a*. Partie périphérique d'un processus nerveux dans la méso-adénohypophyse de *Phoxinus*. Gr. : 80 000.

*b*. Neurosécrétion du lobe nerveux du même individu au même grossissement.

devra être vérifiée au microscope électronique. En cas de confirmation, une analyse fine du noyau préoptique devra déterminer quelle est la zone de ce noyau qui donne naissance à ce type de neurosécrétions.

### C. — TERMINAISONS NERVEUSES NEURO-GLANDULAIRES ET NEURO-VASCULAIRES DANS LA PRO-ADÉNOHYPOPHYSE

***Chez la Truite,*** un très important faisceau de fibres vient s'arrêter sur la basale bordant la bandelette chromophobe ou amphophile de la pro-adénohypophyse. Les digitations sont en général très courtes, sauf l'une d'entre elles qui pénètre plus profondément dans la partie centrale de la pro-adénohypophyse. Une autre digitation plus importante s'insère entre la pro- et la méso-adénohypophyse.

Les fibres nerveuses qui aboutissent dans cette zone se terminent soit sur les capillaires allant vers la pro- et la méso-adénohypophyse (pl. XXX et XXXI *a*), soit sur la basale bordant les cellules glandulaires (pl. XXXI *b*).

Elles présentent une morphologie très voisine de celle des fibres nerveuses normales. Un certain nombre d'entre elles contiennent en plus des vésicules « synaptiques » des granules légèrement osmiophiles dont le diamètre est plus faible que celui des sécrétions tubériennes. Le diamètre maximum moyen de 25 grains élémentaires de ces fibres est de 700 Å. De nombreuses fibres nerveuses ne contenant pas de neurosécrétions aboutissent dans la même zone. Chez la Perche, le même type de fibres contient des grains dont le diamètre maximum moyen est de 710 Å.

Sur les préparations histologiques, cette région du lobe nerveux renferme quelques très fines granulations P. A. S. - positives. La coloration des coupes semi-fines donne les mêmes résultats.

D'après les caractéristiques ultrastructurales des neurosécrétions, ces fibres ne semblent pas appartenir au faisceau tubéro-hypophysaire, bien qu'elles présentent une réaction P. A. S. - positive. Leur origine reste encore à déterminer.

***Chez la Perche,*** l'innervation du bord chromophobe de la pro-adénohypophyse est également très abondante. Les planches XXXII et XXXIII donnent plusieurs aspects des terminaisons nerveuses sur les capillaires et sur la basale délimitant les digitations. Leur structure et leur disposition sont tout à fait analogues à celles que nous venons de décrire chez la Truite.

### 7° *Discussion.*

L'étude, à l'échelle submicroscopique, des terminaisons nerveuses des fibres hypothalamiques nous a permis de préciser les relations neurovasculaires et neuroglandulaires dans l'hypophyse de certains Poissons.

La très grande complexité de l'innervation de l'hypophyse des Poissons, sa variabilité spécifique importante ne nous ont pas permis une analyse complète des relations entre toutes les fibres et les différentes structures hypophysaires. D'autres méthodes, notamment expérimentales, devront être employées en vue de différencier d'une façon très fine les différents faisceaux d'origine hypothalamique qui pénètrent dans les lobes hypophysaires. Les connaissances actuelles de la structure fine des différents noyaux hypothalamiques devront être complétées. Il est en effet très probable que le noyau préoptique et le noyau latéral du tuber ne sont pas les seuls centres neurosécréteurs du système nerveux central responsables du contrôle de l'hypophyse.

Les résultats acquis peuvent être discutés sur le plan de l'anatomie submicroscopique et sur celui des implications physiologiques des différentes liaisons mises en évidence.

L'examen général de la répartition des terminaisons nerveuses, dans les différents secteurs de la neurohypophyse, permet de constater qu'il ne semble pas y avoir une localisation préférentielle des terminaisons sur les capillaires ou sur les cellules glandulaires, suivant les secteurs considérés. Dans chaque secteur, les terminaisons semblent aboutir indifféremment sur les capillaires marginaux et sur la basale qui délimite les digitations. Les méthodes employées ne permettent cependant pas de s'assurer de l'identité de la nature de ces fibres. Leur structure fine ne permet pas de les différencier.

On peut rapprocher ces résultats des observations de Mellinger, Follenius et Porte (1962) sur la localisation des terminaisons nerveuses dans la partie infundibulaire (éminence médiane) de l'hypothalamus de la Roussette. Les terminaisons ne sont pas strictement localisées sur les capillaires; un certain nombre d'entre elles aboutissent sur la basale périphérique du système nerveux. Etkin (1962) avance une hypothèse hardie sur l'évolution du système neurosécréteur préoptico-hypophysaire. Il considère que chez les Vertébrés primitifs, les terminaisons neurosécrétoires aboutiraient sur la basale périphérique du système nerveux central. Les substances libérées dans le liquide cérébro-spinal agiraient sur les différentes parties de l'hypophyse. Le transport vasculaire de ces neurosécrétions représenterait une spécialisation ultérieure. A l'appui de cette hypothèse, Etkin (1962) cite des résultats expérimentaux obtenus par lésion hypothalamique chez le Crapaud. Il constate que les neurosécrétions peuvent être libérées dans le liquide cérébro-spinal aux extrémités des fibres coupées. Elles maintiennent ainsi certaines activités hypophysaires.

Chez la grande Roussette, Mellinger (1962) a montré que les fibres neurosécrétoires n'aboutissent pas uniquement dans la région des glomérules vasculaires du système porte, mais également dans une zone plus craniale située immédiatement au-dessus de la tête du lobe antérieur. Ces fibres aboutissent sur la basale périphérique du système nerveux.

L'existence de jonctions neurovasculaires situées sur les capillaires

marginaux de toutes les parties de la neurohypophyse, et particulièrement abondantes sur la partie antérieure du système vasculaire, confirme le rôle joué par celui-ci dans le contrôle des activités hypophysaires. Les jonctions situées sur les capillaires de la partie antérieure et moyenne de la neurohypophyse libèrent leurs substances dans le courant sanguin qui irriguera les parties profondes de la pro- et méso-adénohypophyse où elles sont susceptibles d'agir. Le relais vasculaire de la partie postérieure de la neurohypophyse n'est guère susceptible d'intervenir dans une régulation neurohormonale. Les substances d'origine préoptique libérées dans les sinus de cette partie de l'hypophyse n'entrent en contact qu'avec les cellules du lobe intermédiaire tournées vers le réseau capillaire marginal. La partie profonde du parenchyme glandulaire est traversée par quelques capillaires sinusoïdes qui vont vers la veine hypophysaire (Perche). Chez la Truite, le réseau vasculaire de la partie postérieure de la neurohypophyse n'envoie pratiquement jamais de capillaires dans les îlots glandulaires de la méta-adénohypophyse.

Les jonctions les plus importantes pour la physiologie hypophysaire, et en particulier pour la réalisation du contrôle hypothalamique, sont celles que nous avons pu mettre en évidence dans la partie craniale et moyenne du réseau vasculaire.

Nos observations au microscope électronique confirment l'hypothèse de Green (1951), reprise par Diepen (1953-1954), Da Lage (1958), Bugnon et Lenys (1960) et Lenys (1962), selon laquelle le réseau vasculaire intrahypophysaire joue, en fait, le rôle du système porte des Vertébrés supérieurs. La démonstration de jonctions neurovasculaires était le seul chaînon faisant défaut pour l'adoption de cette hypothèse. Précisons qu'il ne s'agit pas d'un système porte au sens anatomique du terme, mais que du point de vue fonctionnel, il existe une très grande analogie.

Plusieurs types de fibres s'arrêtent sur les capillaires de la partie proximale de la neurohypophyse. Dans la partie tout à fait rostrale, enveloppée par la pro-adénohypophyse, des fibres crinophores à neurosécrétions fines et de nombreuses fibres nerveuses ordinaires aboutissent sur les capillaires. Les capillaires de la partie moyenne portent des terminaisons de fibres appartenant au faisceau tubéro-hypophysaire et quelques terminaisons de fibres A. F. positives, d'origine probablement préoptique (fig. 30).

Il pourrait être intéressant de comparer cette innervation à celle de l'éminence médiane des Mammifères et des Oiseaux. Bien que l'information concernant l'innervation de l'éminence médiane reste encore assez fragmentaire et sujette à discussion, un certain nombre de parallèles semblent devoir être dès maintenant esquissés.

On admet, en effet (Nowakovsky, 1951; Martinez, 1960 et Lenys, 1962, pour les Mammifères; Wingstrand, 1951, Benoit et Assenmacher, 1951 *a*, *b*, Benoit, 1962, Farner et Oksche, 1962, Kobayashi et coll., 1961, pour les Oiseaux), que la zone externe de l'éminence

médiane reçoit une forte innervation d'origine tubérienne. Chez les Oiseaux, la plupart des auteurs admettent en plus l'existence d'une innervation Gomori-positive par des fibres courtes du noyau supra-optique et paraventriculaire. La présence de terminaisons neurosécrétoires Gomori-positives dans l'éminence médiane des Mammifères reste encore contestée. De nombreux auteurs (Lenys, 1962) ont cependant décrit des corps de Herring au voisinage des anses capillaires

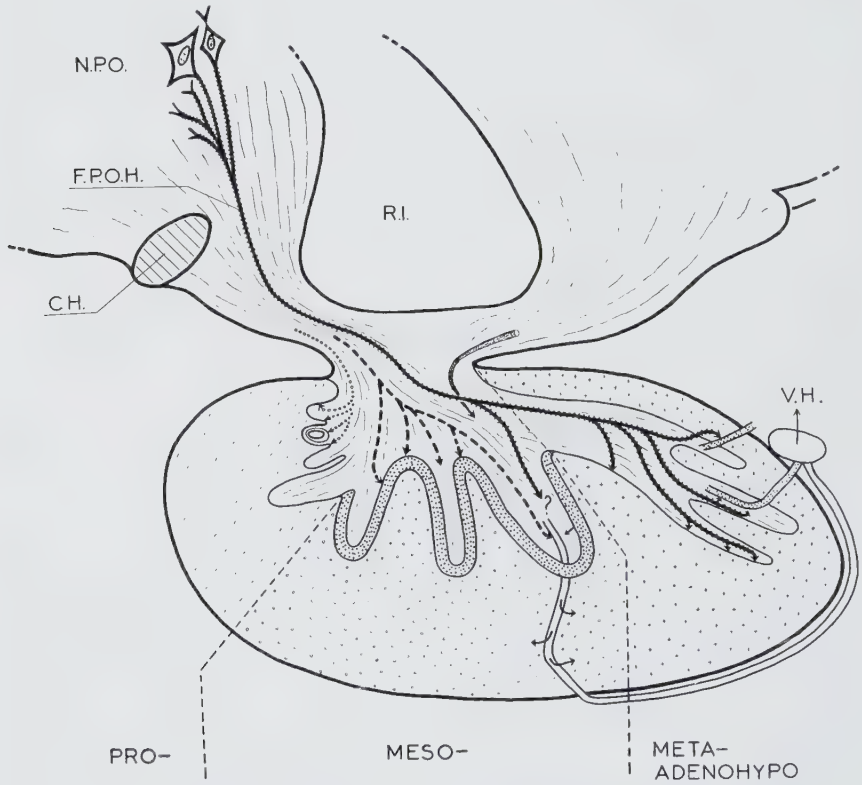



Fig. 31. — Schéma général des relations hypothalamo-hypophysaires dans l'hypophyse des Poissons téléostéens.

longues et même dans l'espace péricapillaire (Barry, 1959). Des fibres du tractus supraoptico-hypophysaire se termineraient à proximité des capillaires courts (Lenys, 1962). Des fibres myélinisées, non neurosécrétoires, passent dans la zone sous-épendymaire de l'éminence médiane du Cobaye (Barry et Cotte, 1961) et pourraient également se terminer dans cette partie de la neurohypophyse.

D'après cette brève comparaison de l'innervation de l'éminence médiane des Vertébrés supérieurs avec celle de la partie rostrale de la neurohypophyse des Poissons téléostéens, on peut conclure qu'il existe une certaine analogie quant aux faisceaux qui se terminent dans cette partie.

Notre étude au microscope électronique confirme l'importance de l'innervation directe des différents lobes de l'adénohypophyse. Les terminaisons nerveuses crinophores aboutissent soit sur la basale entourant les digitations (Perche, Truite), soit au contact même des cellules glandulaires (*Lebistes*, *Phoxinus*). D'après nos observations, ce type de contrôle nerveux des activités glandulaires de l'hypophyse intéresserait surtout la zone marginale de la pro-adénohypophyse et de la méso-adénohypophyse.

*Dans la pro-adénohypophyse*, les cellules de la bandelette chromophobe sont susceptibles d'être sous une influence nerveuse directe (Perche, Truite).

*Dans la méso-adénohypophyse*, le contrôle nerveux direct par l'intermédiaire de fibres crinophores s'exercerait avant tout sur les cellules acidophiles qui bordent le processus nerveux. Mais chez *Phoxinus* et chez *Lebistes*, des contacts neuroglandulaires directs existent également sur certaines cellules basophiles de la partie ventrale de la méso-adénohypophyse.

*Dans la méta-adénohypophyse*, les terminaisons nerveuses s'appliquent sur la basale marginale chez la Perche et chez la Truite. Les substances neurosécrétées agiraient au niveau de la couche marginale de cellules méta-adénohypophysaires.

Des contacts plus directs et plus profonds existent chez les *Cyprinodontes* et chez *Phoxinus*.

## *III. — ANATOMIE COMPARÉE DE LA NEUROHYPOPHYSE DES POISSONS*

La mise en évidence de jonctions neurovasculaires sur les capillaires de la partie rostrale de la neurohypophyse apporte un nouvel argument en faveur de l'homologie de cette partie de la neurohypophyse des Poissons téléostéens avec l'éminence médiane des Vertébrés tétrapodes.

Une analyse de la structure du pédoncule hypophysaire des Poissons téléostéens montre qu'elle ne correspond pas à celle de l'éminence médiane des Tétrapodes. Chez la Perche (Pl. XVI *a*), il est formé par des éléments gliaux et des fibres nerveuses. On peut distinguer une couche de cellules épendymaires peu différenciées, sans prolongements, sous laquelle passent les fibres du tractus hypothalamo-hypophysaire. Vers l'extérieur, une couche de cellules gliales recouvre les axones. Rappelons qu'aucun réseau vasculaire spécial ne vient s'appliquer contre cette partie de l'infundibulum. Le pédoncule hypophysaire des Poissons s'insère directement sur la région tubérienne de l'hypothalamus. Stutinsky (1953) a pu montrer que chez l'Anguille, certaines cellules des noyaux tubériens étaient susceptibles de migrer dans la partie rostrale de la neurohypophyse.

Il en résulte que cette formation ne correspond pas à la tige hypo-

physaire des autres Vertébrés. Celle-ci, rappelons-le, est formée à partir du segment médian de la neurohypophyse au sens large. De la partie rostrale vers la partie caudale, on a successivement les trois secteurs de la neurohypophyse (Spatz et coll., 1948), infundibulum ou éminence médiane, tige et lobe nerveux.

Chez les Poissons, le pédoncule hypophysaire représente une partie rostrale de l'infundibulum situé en avant de la formation homologue de l'éminence médiane.

Cette particularité anatomique doit également être considérée dans la discussion de l'homologie des différentes parties de l'hypophyse des Vertébrés.

Un troisième argument en faveur de l'intégration de l'éminence médiane dans le complexe hypophysaire, déjà avancé par Diepen (1953-1954), peut être confirmé. Il s'agit de l'arrivée des fibres d'origine tubérienne dans la partie rostrale de la neurohypophyse.

De plus, les fibres Gomori-positives qui arrivent dans cette partie pourraient correspondre aux fibres courtes du tractus hypothalamo-hypophysaire des Mammifères et des Oiseaux. Cette hypothèse, essentiellement basée sur la localisation et sur la nature des terminaisons de ces fibres, devra être confirmée par des études neurohistologiques fines. Il importe également de s'assurer que le noyau préoptique est le seul centre producteur de neurosécrétions Gomori-positives.

Notons enfin que nous avons pu trouver des fibres myélinisées dans la partie moyenne de l'hypophyse de la Truite et dans un secteur un peu plus caudal chez la Perche. En l'absence de renseignements sur l'origine de ces fibres, aussi bien chez les Mammifères que chez les Poissons, cette observation ne peut avoir qu'une valeur indicative.

Une discussion de l'homologie des différentes parties de la neurohypophyse des Poissons téléostéens avec le lobe nerveux des Tétrapodes pose, d'après Wingstrand (1951), des problèmes délicats. Il existe, en effet, une certaine opposition entre les conclusions apportées par l'étude de la morphogenèse et celles que l'on pourrait déduire d'une analyse comparée de l'anatomie des connexions nerveuses et vasculaires des différentes parties. Wingstrand (1951) rappelle que la notion d'homologie suppose le développement de l'organe à partir d'une ébauche bien définie. Les caractéristiques anatomiques ou histologiques ne pourraient être considérées qu'à titre complémentaire.

Les schémas explicatifs proposés par Tilney (1915), Wingstrand (1951-1959) ont été réunis sur la figure 31, p. 123.

Dans son travail de 1951, Wingstrand propose de considérer l'ensemble de la neurohypophyse des Téléostéens comme l'équivalent de l'éminence médiane des Vertébrés amniotes. Cette conception est surtout basée sur la définition de l'homologie entre sac vasculaire des Sélaciens et lobe nerveux des Amniotes. Il considère que chez les Téléostéens, l'ensemble du processus infundibulaire forme le sac vasculaire, la neurohypophyse étant entièrement formée par une partie

de la lame postoptique qui, chez les Amniotes, se développe en éminence médiane.

WINGSTRAND (1951) ne retient pas la subdivision du processus infundibulaire en une partie dorsale, qui se différencierait en sac vasculaire et en une partie ventrale donnant naissance à la neurohypophyse, proposée par TILNEY. Chez les Oiseaux, et chez les Amniotes en général,

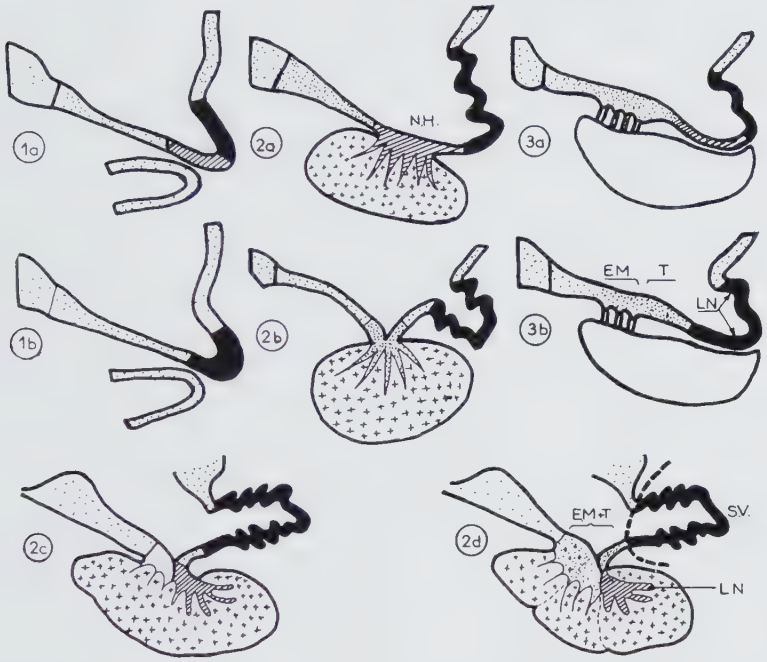



FIG. 32. — Interprétations de la structure des hypophyses embryonnaires et adultes de différents Vertébrés. — Série *a* : schémas proposés par TILNEY (1915). Série *b* : schémas proposés par WINGSTRAND (1951). Série *c* : schémas proposés par WINGSTRAND (1959). Série *d* : interprétation d'après nos résultats. Série *1* : interprétation des ébauches du lobe nerveux chez l'embryon. Série *2* : interprétation de la neurohypophyse des Poissons téléostéens. Série *3* : interprétation du lobe nerveux des Mammifères.

la pars nervosa se formerait aussi bien à partir de la face dorsale que ventrale du processus infundibulaire qui représenterait une ébauche unique.

Il admet cependant que chez les Elasmobranches, le lobe nerveux puisse se différencier à partir de la face ventrale du processus infundibulaire, dénommé face « pituitaire » par TILNEY. Il y aurait donc une différence assez sensible dans l'embryogenèse de la région infundibulaire chez les *Téléostéens* et les *Sélaciens*.

Dans son travail de 1959, il expose des conceptions plus proches de celles de TILNEY (1915). La neurohypophyse des Poissons téléostéens se différencierait à partir de la paroi ventrale du récessus infundibu-

laire et d'une partie plus ou moins importante de la lame postoptique. Le nouveau schéma proposé diffère de celui donné en 1951. Il traduit bien l'origine et la nature composite de la neurohypophyse des Téléostéens, dont la partie antérieure représente l'équivalent de l'éminence médiane des Tétrapodes, alors que la partie postérieure correspond, au moins en partie, au lobe nerveux des autres Vertébrés.

Il est intéressant de souligner que cette interprétation de la neurohypophyse des Poissons téléostéens, présentée pour la première fois par Diepen (1953-1954), soutenue par les observations histologiques sur la dualité de la neurohypophyse de Stutinsky (1953) et Bargmann (1953), et discutée récemment par Bugnon et Lenys (1960), explique parfaitement l'originalité des rapports qui existent entre neuro- et adénohypophyse des Poissons téléostéens. En fait, ces rapports ne représentent qu'un cas particulier des relations réciproques entre les dérivés de la poche de Ratke et les structures d'origine diencéphalique. Dans toute la série des Vertébrés, l'hypophyse est en rapport avec deux parties du plancher infundibulaire : une partie proximale ou éminence médiane et une partie distale ou lobe nerveux.

La disposition réalisée chez les Poissons téléostéens diffère de celle de tous les autres Vertébrés par l'intégration de l'éminence médiane et du lobe nerveux dans le complexe hypophysaire. Il en résulte des contacts extrêmement étroits entre adénohypophyse et éminence médiane. Nos observations montrent cependant que, malgré une importante innervation directe du tissu glandulaire, il existe un relais neurohumoral peu différencié, analogue au système porte des autres Vertébrés. L'équivalent du système porte, que de nombreux auteurs ont essayé de trouver à l'extérieur de l'hypophyse, est, d'après nos observations, intrahypophysaire.

La réunion en une seule unité anatomique de l'éminence médiane et du lobe nerveux chez les Téléostéens semble justifier la définition très large de la neurohypophyse, donnée par Spatz et coll. (1948). Ils distinguent une partie craniale infundibulaire comprenant l'éminence médiane et la tige, et une partie distale formant le lobe nerveux proprement dit. Cette définition convient particulièrement bien pour la description de la neurohypophyse des Poissons. Elle nous permet, en effet, de conserver le terme de neurohypophyse pour l'ensemble des formations nerveuses intrahypophysaires. Cette terminologie a l'avantage d'être très largement employée dans de nombreux mémoires datant d'une époque où les homologies des différentes parties de la neurohypophyse n'étaient pas encore définies. Le terme de lobe nerveux, en général employé dans un sens plus restrictif, devrait être réservé aux seules digitations Gomori-positives pénétrant dans la méta-adénohypophyse. Pour la partie antérieure de la neurohypophyse, une désignation précise ne peut être proposée. Nos observations ne permettent pas encore de préciser les limites des différents secteurs homologues de l'éminence médiane et de la tige des Amniotes.

## *IV. — CONCLUSIONS*

La démonstration de jonctions neurovasculaires et neuroglandulaires, acquise grâce à notre étude au microscope électronique de la neurohypophyse des Poissons téléostéens, met en évidence la complexité des modalités du contrôle hypothalamique des activités hypophysaires.

Nous avons pu mettre en évidence la participation d'au moins quatre faisceaux crinophores à ces processus de régulation, dont les modalités doivent encore être définies du point de vue physiologique.

Seule la composition chimique des substances élaborées dans le système préoptico-hypophysaire est actuellement connue. Il n'en est pas ainsi pour les neurosécrétions libérées dans le secteur antérieur et moyen de la neurohypophyse, qui pourraient représenter les médiateurs chimiques responsables du contrôle de l'activité glandulaire de certaines cellules hypophysaires. On peut s'attendre à déceler, dans ces secteurs de la neurohypophyse, des substances analogues au C. R. F. *(corticotropin releasing factor)*, G. R. F. *(gonadotropin releasing factor)* et T. R. F. *(thyrotropin releasing factor)*, dont l'échange est admis dans l'éminence médiane des Mammifères.

D'après nos observations, concernant les bases structurales et ultrastructurales du contrôle hypothalamique des fonctions hypophysaires, chez les Poissons, il apparaît qu'il existe une certaine analogie avec celui des Vertébrés tétrapodes, surtout en ce qui concerne l'existence d'un relais vasculaire.

Mais chez les Poissons, la disposition et les rapports spéciaux entre la neurohypophyse et l'adénohypophyse permettent une liaison neuroglandulaire directe. Il en résulte que dans ce groupe, le relais neurovasculaire n'a probablement pas la même importance dans la réalisation du contrôle hypothalamique des fonctions hypophysaires.

C'est la dualité du mécanisme du contrôle hypothalamique qui constitue une des originalités des corrélations hypothalamo-hypophysaires des Poissons par rapport à celles des autres Vertébrés.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude au microscope électronique des différentes parties du système hypothalamo-hypophysaire de quelques Poissons téléostéens nous a permis de préciser certains aspects du processus neurosécrétoire lui-même, et de situer plus exactement les relations de ses différentes parties avec le système nerveux central d'une part, et avec les différentes structures hypophysaires d'autre part.

1° ***Nos observations cytologiques à l'échelle submicroscopique*** confirment l'hypothèse de l'origine exclusivement proximale de la neurosécrétion de Scharrer, Palay et Bargmann. Les neurosécrétions du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber se forment au voisinage du complexe golgien. D'après les images à fort grossissement, le complexe golgien, très développé dans ces neurones, est directement impliqué dans l'individualisation des grains élémentaires. Ceux-ci présentent leur taille et leur aspect typique, sauf dans la région golgienne où des vésicules plus fines et moins denses sont nombreuses.

Au cours du transport intra-axonal vers la neurohypophyse, la taille des grains élémentaires reste pratiquement constante. Ce résultat, obtenu par comparaison de la taille maximum moyenne des grains aux deux extrémités du faisceau préoptico-hypophysaire, indique qu'il n'y a probablement ni apport, ni perte de matériel au cours du transport. La synthèse de neurosécrétions dans l'axone paraît hautement improbable. L'absence d'éléments golgiens dans les axones crinophores confirme l'interprétation des résultats obtenus par mesure du diamètre des grains élémentaires.

2° ***L'étude comparative de la cytologie fine des neurones du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber de la Truite*** met en évidence une grande analogie de structure. Notre méthode de mesure des grains permet cependant de différencier les deux types de neurosécrétions. Celles du système préoptico - hypophysaire mesurent en moyenne 1 475 Å, alors que celles du noyau latéral du tuber ne mesurent que 1 045 Å en moyenne. A cette différence de taille, de l'ordre de 30 %, s'ajoute un autre critère de distinction : les granules élémentaires du noyau latéral du tuber sont nettement moins osmiophiles que ceux du noyau préoptique.

La présence de jonctions axosomatiques typiques sur les neurones du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber implique l'existence d'une régulation de l'activité neurosécrétoire par des circuits qui restent à définir. Elle pourrait également être interprétée en faveur d'une conservation de l'activité nerveuse des éléments neurosécréteurs.

Les relations entre le faisceau préoptico-hypophysaire et les capil-

laires du réseau de l'artère hypophysaire de *Rhodeus amarus* ont été analysées au microscope électronique. L'absence de terminaisons nerveuses au voisinage de ce réseau méningé nous incite à ne pas le considérer comme l'homologue du système porte des Vertébrés tétrapodes. La signification des corps de Herring, nombreux dans cette région, est discutée. Ces formations correspondent à des accumulations temporaires de granules élémentaires dans les axones considérablement distendus.

3° ***L'anatomie de la vascularisation hypophysaire,*** encore peu étudiée chez les Poissons téléostéens, a été précisée chez un certain nombre d'espèces faisant l'objet de nos observations submicroscopiques ou présentant des particularités anatomiques intéressantes.

L'alimentation artérielle de l'hypophyse dérive soit des artères cérébrales antérieures (Cyprinidés et Cyprinodontes), soit des artères cérébrales postérieures (Truite, Perche). Une alimentation artérielle directe peu importante existe chez certains Cyprinidés : *Carassius, Phoxinus lævis*. Sauf chez *Rhodeus* et chez certains *Cyprinidés*, l'artère hypophysaire, en général unique, ne se capillarise pas avant son entrée dans la neurohypophyse antérieure.

La vascularisation intrahypophysaire étudiée chez plusieurs Cyprinodontes, Cyprinidés, chez la Perche et la Truite, est caractérisée par la différenciation de deux circuits vasculaires directement interconnectés. Le circuit primaire, alimenté à l'avant par l'artère hypophysaire, chemine dans l'ensemble de la neurohypophyse. Les capillaires longitudinaux, reliés par de nombreuses anastomoses, peuvent former un réseau plus ou moins dense autour des différentes digitations nerveuses. Ce réseau se situe contre la basale qui sépare la neurode l'adénohypophyse (réseau marginal).

De ce réseau primaire partent un certain nombre de capillaires radiaux irriguant les différents lobes adénohypophysaires. La densité et la disposition de ce réseau varient considérablement chez les différentes espèces.

En règle générale, le sang est collecté par un réseau veineux superficiel tributaire de la veine hypophysaire. Chez les Cyprinidés, le circuit veineux est plus complexe. Une veine profonde collecte une partie du sang passant par le réseau primaire. Elle reçoit également deux veines profondes antéro-latérales venant de la partie ventrale de la méso-adénohypophyse.

4° ***Structure de la neurohypophyse et localisation des terminaisons neuroglandulaires et neurovasculaires.*** — Dans le dernier chapitre, nous avons plus spécialement considéré la structure fine des différentes parties de la neurohypophyse de la Perche et de la Truite. La partie antérieure et moyenne de la neurohypophyse est caractérisée par la présence d'un très grand nombre de cellules gliales et de prolongements d'épendymocytes. Une comparaison de la cytologie fine

de ces cellules avec les astrocytes du diencéphale montre qu'elles ne présentent pas de différenciation spéciale. Leur structure est également identique à celle des cellules gliales de la partie postérieure de la neurohypophyse (pituicytes). D'après nos observations, les rapports entre éléments d'origine gliale (pituicytes) et fibres nerveuses du lobe nerveux sont tout à fait comparables à ceux qui existent entre ces deux catégories cellulaires dans le système nerveux central. Les pituicytes sont dépourvus de structures cellulaires caractéristiques d'une activité glandulaire. Nous ne pensons pas qu'ils interviennent d'une façon particulière dans la libération des neurosécrétions, les rapports neurovasculaires et neuroglandulaires étant directs.

La partie postérieure de la neurohypophyse est très riche en fibres crinophores. Elle contient relativement peu de pituicytes.

*La structure des terminaisons neurosécrétoires* est identique à celle décrite chez d'autres Vertébrés. La présence de nombreuses vésicules claires (vésicules synaptiques), l'abondance de mitochondries à côté des granules élémentaires plus ou moins typiques permet de reconnaître les terminaisons.

Deux types de terminaisons, de structure identique, ont pu être décelés : les terminaisons neurovasculaires et les terminaisons neuroglandulaires.

*Les terminaisons neurovasculaires* s'appliquent directement contre la membrane basale du capillaire sans interposition de prolongements gliaux. La libération des substances neurosécrétées échappe à l'observation. Elle se produit par dissolution précédée ou non de fragmentation des grains élémentaires. Nous n'avons pas pu observer de passage de granules élémentaires à travers la basale.

La présence de terminaisons neurosécrétoires appartenant à plusieurs faisceaux, sur les différentes parties du réseau capillaire primaire, apporte la preuve de l'existence d'un relais neurohumoral dans le contrôle hypothalamique de l'adénohypophyse. Le réseau vasculaire marginal remplit effectivement le rôle du système porte des Vertébrés tétrapodes, bien que du point de vue anatomique, la liaison entre réseau primaire et réseau radial soit directe. La théorie de Green (1951) sur le rôle du réseau capillaire entourant le lobe nerveux se trouve ainsi confirmée par nos observations.

L'importance physiologique des différents contacts neurovasculaires est fonction de leur localisation et de leur nature. Nous avons pu en mettre en évidence dans toutes les parties de la neurohypophyse. Elles sont surtout localisées sur les capillaires qui entourent les différentes digitations. Il ne semble pas y avoir de différence de structure entre les terminaisons qui aboutissent sur les capillaires et celles qui s'appliquent contre la basale.

Dans le secteur tout à fait cranial de la neurohypophyse, ce sont des fibres à neurosécrétions fines non identifiées et des fibres ordinaires qui se terminent sur les capillaires. Les terminaisons sur les

capillaires des digitations de la méso-adénohypophyse appartiennent probablement au faisceau tubérien et, pour une faible partie, au faisceau préoptico-hypophysaire. Celles du lobe nerveux sont essentiellement d'origine préoptique. L'incertitude qui subsiste quant à la nature exacte et à l'origine des fibres, dont les terminaisons sont nettement mises en évidence, tient en partie à l'insuffisance de nos connaissances de la structure fine des noyaux de l'hypothalamus et à la difficulté technique de la coloration de faibles quantités de neurosécrétions sur les coupes semi-fines.

*Les terminaisons neuroglandulaires* s'appliquent contre la basale qui limite le lobe nerveux. Chez la Truite et chez la Perche, nous n'avons jamais pu observer le passage des fibres à travers la basale. Chez les *Cyprinodontes (Lebistes Xiphophorus)* et chez *Phoxinus*, les fibres nerveuses vont directement au contact des cellules glandulaires. Les faisceaux déjà cités dans l'alinéa précédent interviennent également dans l'innervation directe des cellules glandulaires. Celle-ci intéresse avant tout les cellules de la bandelette chromophobe de la pro-adénohypophyse, les cellules acidophiles de la méso-adénohypophyse et les cellules bordantes de la méta-adénohypophyse. Chez *Lebistes*, nous avons également pu mettre en évidence des fibres sans neurosécrétions au contact des cellules basophiles de la partie ventrale de la méso-adénohypophyse.

A la suite de ces observations, qui devront ultérieurement être complétées par des études expérimentales, on peut admettre que chez les Poissons téléostéens, le contrôle hypothalamique des activités hypophysaires est en partie direct, en partie indirect par l'intermédiaire d'un relais neurohumoral. Ce sont surtout les parties profondes de la pro- et de la méso-adénohypophyse qui seraient contrôlées par l'intermédiaire du relais vasculaire.

L'ensemble de nos résultats concernant l'anatomie de la vascularisation et de l'innervation hypophysaire, la structure fine du pédoncule hypophysaire et de la neurohypophyse nous incitent à admettre que la neurohypophyse des Poissons téléostéens correspond, en fait, à un ensemble formé de l'éminence médiane, de la tige et du lobe nerveux proprement dit. Cette conception, exposée pour la première fois par Diepen (1953-1954), est la seule qui permette d'expliquer les particularités anatomiques du complexe hypophysaire des Poissons. L'existence de contacts neurovasculaires sur les capillaires de la partie proximale de la neurohypophyse constitue un nouvel argument en faveur d'une homologie entre la partie antérieure de la neurohypophyse des Poissons et l'éminence médiane des Tétrapodes.

# BIBLIOGRAPHIE


Acher (R.), 1958. — Etat naturel des principes ocytocyques et vasopressiques de la neurohypophyse. *Zweites Internat. Symp. über Neurosekretion*, p. 71-77. Springer, Verlag.

Adam (H.), 1960. — Zur Kenntnis des Baues der Hypophyse von Myxine. *Z. Zellforsch.*, **51**, p. 97-107.

Adams (C. W. M.) et Sloper (J. C.), 1956. — The hypothalamic elaboration of posterior pituitary principles in Man, the Rat and Dog. Histochemical evidence derived from a performic acid-alcian blue reaction for cystin. *Endocrinology*, **13**, p. 221-223.

Arvy (L.) et Gabe (M.), 1954. — Modifications du système hypothalamo-hypophysaire chez *Callionymus lyra* et *Ammodytes lanceolatus* au cours des variations de l'équilibre osmotique. *C. R. Assoc. Anat.*, **41**, p. 843-849.

Arvy (L.), Fontaine (M.) et Gabe (M.), 1954. — Action des solutions salines hypertoniques sur le système hypothalamo-hypophysaire chez *Anguilla anguilla* L. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **148**, p. 1759-1761.

Arvy (L.), Fontaine (M.) et Gabe (M.), 1955. — Histogenèse de la voie neurosécrétrice hypothalamo-hypophysaire chez *Salmo salar* L. *Res. Trav. VI^e Cong. Internat. Anat.*, p. 10-11. Masson et C^ie, édit., Paris.

Assenmacher (I.), 1952. — La vascularisation du complexe hypophysaire chez le Canard domestique. *Arch. Anat. micr. Morphol. exp.*, **41**, p. 69-152. — 1958. Recherches sur le contrôle hypothalamique de la fonction gonadotrope préhypophysaire chez le Canard. *Arch. Anat. micr. Morphol. exp.*, **47**, p. 447-572.

Azzali (G.), 1952. — Ricerche sulla neurosecrezione in *Anguilla anguilla*. *Monit. Zool. Ital.*, **40**, p. 50-60.

Aschner (B.), 1912. — Ueber die Funktion der Hypophyse. *Pflügers Arch. Ges. Physiol.*, **146**, p. 1-146.

Baggerman (B.), 1960. — Factors in the diadromous migrations of Fish. *Symp. Zool. Soc.*, London, **1**, p. 33-60.

Bargmann (W.), 1949. — Ueber die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse. *Z. Zellforsch.*, **34**, p. 610-634. — 1951. Zwischenhirn-Hypophysensystem. *Neurohypophyse. Med. Mschr.*, **7**, p. 466-470. — 1953. Ueber das Zwischenhirn-Hypophysensystem von Fischen. *Z. Zellforsch.*, **38**, p. 275-298. — 1954. *Das Zwischenhirn-Hypophysensystem*. Springer, Verlag, 138 p. — 1957. Elektronenmikroscopische Untersuchungen an der Neurohypophyse. *Zweites internat. Symp. Neurosekret. Lund*, p. 4-12. Springer, Verlag, 1958.

Bargmann (W.) et Knoop (A.), 1957. — Elektronenmikroskopische Beobachtung an der Neurohypophyse. *Z. Zellforsch.*, **46**, p. 242-251. — 1960. Ueber die morphologischen Beziehungen des neurosekretorischen Zwischenhirnsystems zum Zwischenlappen der Hypophyse. *Z. Zellforsch.*, **52**, p. 256-277.

Bargmann (W.), Knoop (A.) et Thiel (A.), 1957. — Elektronenmikroskopische Studie an der Neurohypophyse von *Tropidonotus natrix* (mit Berücksichtigung der Pars intermedia). *Z. Zellforsch.*, **47**, p. 114-126.

Bargmann (W.), Hild (W.), Ortmann (R.) et Schiebler (Th. H.), 1950. — Morphologische und experimentelle Untersuchungen über das hypothalamisch-hypophysäre System. *Acta Neurovegetativa* (Wien), **1**, p. 233-275.

Barrington (E. J. W.), 1960. — Some features of the vascularisation of the hypothalamus and pituitary stalk in the minnow *Phoxinus phoxinus* L. *Proc. Zool. Soc. London*, **135**, p. 551-558.

Barry (J.), 1957. — Recherches préliminaires, au microscope électronique, sur certains éléments de la voie neurosécrétoire hypothalamo-hypophysaire. *C. R.*

*Soc. Biol.*, **151**, p. 156-158. — 1959. Recherches morphologiques et expérimentales sur la glande diencéphalique et l'appareil hypothalamo-hypophysaire. *Thèse Doctorat ès Sc. Nat.*, 329 p. Besançon. — 1961. Recherches morphologiques et expérimentales sur la glande diencéphalique de l'appareil hypothalamo-hypophysaire. *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon*, **15**, 135 p.

Barry (J.) et Bugnon (Cl.), 1958. — Recherches sur la maturation de la glande diencéphalique chez le Cobaye. *C. R. Soc. Biol.*, **152**, p. 125-127.

Barry (J.) et Cotte (G.), 1960. — Etude micro-électronique de l'éminence médiane du cobaye. *C. R. Soc. Biol.*, **154**, p. 2054-2055. — 1961. Etude préliminaire au microscope électronique de l'éminence du Cobaye. *Z. Zellforsch.*, **53**, p. 714-724.

Bell (W. R.), 1938. — Morphology of the hypophysis of the common goldfish *(Carassius auratus). Zoologica* (N. Y.), **23**, p. 219-234.

Benoit (J.), 1961. — Séminaire sur l'histophysiologie du complexe hypothalamo-hypophysaire. *Séminaires du Collège de France, Chaire d'Histophysiologie*, n° 1, dactyl, 347 p. — 1962. Hypothalamo-hypophysial control of the sexual activity in birds. *Progress Comp. Endocrin. Gen. and Comp. Endocrin.*, suppl. 1, p. 254-274.

Benoit (J.) et Assenmacher (I.), 1951 *a*. — Dispositifs nerveux de l'éminence médiane, leurs rapports avec la vascularisation hypophysaire chez le canard domestique. *C. R. Soc. Biol.*, **165**, p. 1395-1398. — 1951 *b*. Contribution à l'étude des relations hypothalamo-hypophysaires et de leur rôle dans la gonado-stimulation chez le canard domestique. *J. Physiol.*, **43**, p. 643-645. — 1953. Rapport entre la stimulation sexuelle préhypophysaire et la neurosécrétion chez l'Oiseau. *Arch. Anat. micr. Morphol. exp.*, **42**, p. 334-386.

Bern (H. A.), 1962. — The properties of neurosecretory cells. *Gen. Comp. Endocrin.*, suppl. 1, p. 117-132.

Bern (H. A.), Nishioka (R. S.) et Hagadorn (I. R.), 1961. — Association of elementary neurosecretory granules with the golgi complex. *J. Ultrastruct. Research.*, **5**, p. 311-320.

Bernard (W.), Gautier (A.) et Rouiller (C.), 1954. — La notion de microsomes et le problème de la basophilie cytoplasmique. *Arch. Anat. Microsc.*, **43**, p. 236.

Bernard (W.) et Rouiller (C.), 1956. — Close topographic relationship between mitochondria and ergastoplasm of liver cells in a definite phase of cellular activity. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, **2**, suppl., p. 73-77.

Billenstien (D. C.), 1961. — The seasonal secretory cycle of the nucleus lateralis tuberis of the hypothalamus and its relation to reproduction in the eastern Brook Trout, *Salvelinus fontinalis. Gen. Comp. Endocrin.*, **2**, p. 111-112.

Blümcke (S.), 1961. — Vergleichend experimentell-morphologische Untersuchungen zur Frage einer retino-hypothalamischen Bahn bei Huhn, Meerschweinchen und Katze. *Z. Mikr. Anat. Forsch.*, **67**, p. 469-513.

Bock (F.), 1928. — Die Hypophyse des Stichlings (*Gasterosteus aculeatus* L.) unter besonderer Berücksichtigung der jahreszyklischen Veränderungen. *Z. wiss. Zool.*, **131**, p. 645-710.

Bodian (D.) et Mellors (R. C.), 1945. — The regenerative cycle of motoneurons, with special reference to phosphatase activity. *J. Exp. Med.*, **81**, p. 469-488.

Brehm (H. V.), 1958. — Ueber jahreszyklische Veränderungen im Nucleus Lateralis Tuberis der Schleie *(Tinca mulgaris). Z. Zellforsch.*, **49**, p. 105-124.

Bretschneider (L. H.) et Duyvene de Wit (J. J.), 1941. — Histophysiologische Analyse der sexual-endokrinen Organisation des Bitterling Weibchens *(Rhodeus amarus). Z. Zellforsch.*, **31**, p. 327-344. — 1947. Sexual endocrinology of non mammalian vertebrates. *Monogr. Progr. Res. Holland during the war* (N. Y. Amsterdam..., Elsevier), 146 p.

Bretschneider (L. H.) et Pelsma (C.), 1947. Cité dans : Bretschneider (L. H.) et Duyvene de Wit, 1947. — *Sexual endocrinology of non mammalian vertebrates.*

Brettschneider (H.), 1956. — Die Feinstruktur des nervösen Parenchyms des Infundibulums. I. Faserstrukturen. *Z. Mikr. Anat. Forsch.*, **62**, p. 247-266. — 1958. Die Feinstruktur des nervösen Parenchyms von Infundibulum und Neurohypophyse. II. Die Neurosekretion. *Z. Mikr. Anat. Forsch.*, **64**, p. 575-590.

Buchmann (H.), 1940. — Hypophyse und Thyroidea im Individualzyklus des Herings. *Zool. Jb. Anat. u. Ontog.*, **66**, p. 191-262.

Bucy (P. C.), 1930. — The pars nervosa of the bovine hypophysis. *J. Comp. Neurol.*, **50**, p. 505-520.

Bugnon (Cl.), 1957. — Contribution à l'étude de la neurosécrétion diencéphalique. *Thèse Med. Paris.* — 1960 *a*. Etude de la répartition des types cellulaires de l'adénohypophyse de quelques Téléostéens de mer. *Ann. Scient. Univ. de Besançon*, **4**, p. 15-23. — 1960 *b*. Recherches sur la cytologie hypophysaire de quelques espèces de Téléostéens d'eau douce. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, **4**, p. 25-30.

Bugnon (Cl.) et Lenys (D.), 1960. — Recherches sur les relations hypothalamo-préhypophysaires chez diverses espèces de poissons. I^er^ Congrès Europ. d'Anat. Strasbourg. *Anat. Anz. ErgänzBd.*, 109, p. 520-529.

Burr (H. S.), 1928. — The central nervous system of *Orthagoriscus mola. J. of Comp. Neur.*, **45**, p. 33-128.

Caro (L. G.), 1961. — Electron microscopic radioautography of the thin sections : the Golgi zone as a site of protein concentration in pancreatic acinar cells. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, **10**, suppl., p. 37-45.

Caro (L. G.) et Palade (G. E.), 1961. — Le rôle de l'appareil de Golgi dans le processus sécrétoire. Etude autoradiographique. *C. R. Soc. Biol.*, **155**, p. 1750-1762.

Charlton (H. H.), 1932. — Comparative studies on the nucleus preopticus pars magnocellularis and the nucleus lateralis in fishes. *J. Comp. Neurol.*, **54**, p. 237-275.

Christ (J. F.), 1962. — The early changes in the hypophysial neurosecretory fibres after coagulation. *Memoirs of the Soc. for Endocrinol.*, **12** : Neurosecretion, p. 125-147.

Collin (R.), 1924. — Passage de la colloïde hypophysaire dans la substance cérébrale chez le chien. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **91**, p. 1334-1335. — 1925. La neurocrinie hypophysaire. *Rev. franç. Endocrinol.*, **3**, p. 213-228. — 1928. La neurocrinie hypophysaire. Etude histophysiologique du complexe tubéro-infundibulo-pituitaire. *Arch. de Morph.*, **28**, p. 1-102. — 1931. Sur une disposition péri- et endocellulaire remarquable des capillaires sanguins dans le tuber cinereum chez le cobaye. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **107**, p. 713-715.

Collin (R.) et Stutinsky (F.), 1949. — Les problèmes posés par la neuro-hypophyse. *J. Physiol.*, **41**, p. 7-118.

Couteaux (R.), 1955. — Localization of cholinesterases at neuromuscular junctions. *Int. Rev. Cytol.*, **4**, p. 335-375.

Cross (B. A.) et Green (J. D.), 1959. — Activity of single neurons in the hypothalamus : effect of osmotic and other stimuli. *J. Physiol.*, **148**, p. 554-569.

Da Lage (Ch.), 1954. — Innervation neurosécrétoire de l'adénohypophyse chez l'Hippocampe. *C. R. Ass. Anat.*, **41**, p. 161-166. — 1958. Recherches sur le complexe hypophysaire de l'Hippocampe. *Arch. Anat. micr. Morphol. exp.*, **47**, p. 401-405. — 1961. Morphologie générale et comparée du complexe hypothalamo-hypophysaire. In : *Histophysiologie du complexe hypothalamo-hypophysaire.* Séminaires du Collège de France, Chaire d'Histophysiologie, **1**, p. 7-21.

Dalton (A. J.), 1961. — Golgi apparatus and secretion granules. In : *The Cell* de Mirsky et Brachet. Acad. Press, **2**, p. 603-619.

Dalton (A. J.) et Félix (M. D.), 1953. — Phase contrast and electron micrography of the Golgi substance of epithelial cells of the epididymis of the mouse and rat. *Anat. Rec.*, **115**, p. 423. — 1956. A comparative study of Golgi complex. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, suppl., **2**, p. 79-83.

Daniel (P. M.) et Prichard (M. L.), 1956. — Anterior pituitary necrosis. Infarction of the pars distalis produced experimentaly in the rat. *Quart. J. Exp. Physiol.*, **41**, p. 215-229.

Dawson (A. B.), 1954. — The early appearence of secretion in the neurohypophysis and hypothalamic nuclei of the rat. *Anat. Rec.*, **117**, p. 620.

De Groot (J.), 1952. — The significance of the hypophysial portal system. *Thèse Amsterdam.*

Dempsey (E. W.) et Peterson (R. R.), 1955. — Electron microscopic observations on the thyroid glands of normal, hypophysectomized, cold exposed and thiouracil-treated rats. *Endocrinology,* **56**, p. 46-58.

Dempsey (E. W.) et Wislocki (G. B.), 1955. — An electron microscopic study of the blood-brain barrier in the rat employing silver nitrate as a vital stain. *J. Bioph. Bioch. Cytol.,* **1**, p. 245-256.

De Robertis (E.), 1959. — Submicroscopic morphology of the synapse. *Int. Rev. Cytol.,* **8**, p. 61-96. — 1962. Isolation of synaptic vesicles from nerve endings of the rat brain. *Nature,* **194**, p. 794-795.

De Robertis (E.) et Bennett (H. S.), 1954. — Submicroscopic vesicular component in the synapse. *Fed. Proc.,* **13**, p. 35. — 1955. Some feature of the submicroscopic morphology of synapses in frog and earthworm. *J. Bioph. Biochem. Cytol.,* **1**, p. 47-58.

Diepen (R.), 1953-1954. — Ueber das Hypophysen-hypothalamussystem bei Knochenfischen. *Anat. Anz. Ergh.,* **100**, p. 111-122. — 1962 *a*. The difference between the neurosecretory pictures in various mammals. *Memoirs of the Soc. for Endocrinol.,* **12**, Neurosecretion, p. 111-123. — 1962 *b*. Der Hypothalamus. Dans : Möllend. *Handb. Mikrosk. Anat. des Menschen,* Bd IV, **7**, 525 p.

Diepen (R.), Engelhardt (F.) et Christ (J. F.), 1958. — *Neurosecretion as a neuronal process.* Record Ist internat. Congr. of neurological sciences. Bruxelles. Proc. IV, p. 165-174. Pergamon Press.

Diepen (R.), Engelhardt et Smith-Agreda (V.), 1954. — Ueber Ort und Art der Entstehung des Neurosekretes im supraoptico-hypophysären System bei Hund und Katze. *Verhandl. Anat. Gesellsch. Anat. Anz. Ergh.,* **101**, p. 276-288.

Duncan (D.), 1955. — Electron microscopy of the hypophysis pars neuralis. *Anat. Rec.,* **121**, p. 430. — 1956. An electron microscope study of the neurohypophysis of a bird : *Gallus domesticus. Anat. Rec.,* **125**, p. 457-473.

Duvernoy (H.), 1958. — Contribution à l'étude de la vascularisation de l'hypophyse. *Thèse méd. Paris.*

Duvernoy (H.) et Koritke (J. G.), 1960. — Sur la vascularisation de l'hypophyse. *J. Méd. Lyon,* **41**, p. 476-487.

Dudok de Wit (S.) et Bretschneider (L. H.), 1947. Cité dans : Bretschneider (L. H. et Wit (J. J. Duyvene de) : *Sexual endocrinology of non mammalian vertebrates.* Amsterdam, Elsevier Publ. Co, 146 p.

Ekholm (R.), 1957. — The ultrastructure of the blood capillaries in the mouse thyroid gland. *Z. Zellforsch.,* **46**, p. 139-146.

Eränkö (O.), 1951. — Histochemical evidence of intense phosphatase activity in the hypothalamic magnocellular nuclei of the rat. *Acta Physiol. Scand.,* **24**, p. 1-6.

Enami (M.), 1955. — Melanophore contracting hormone (MCH) of possible hypothalamic origin in the catfish *Parasilurus. Sciences,* **121**, p. 36-37.

Enami (M.) et Imai (K.), 1958. — Studies in neurosecretion : Electron microscopy of the secrete granules in the caudal neurosecretory system of the eel. *Proc. Jap. Acad.,* **34**, p. 164-168.

Enemar (A.), 1960. — The development of the hypophysial vascular system in the lizards *Lacerta agilis* L. and *Anguis fragilis* L. and in the Snake *Natrix natrix* L., with comparative remarks on the Amniotes. *Acta Zool.,* **41**, p. 192-237. — 1961. The development of the hypophysial vascular system in *Amniota. Thèse Lund.*

Etkin (W.), 1958. — Independent differentiation in components of the pituitary complex in the wood frog. *Proc. Soc. exper. Biol. Med. U. S. A.,* **97**, n° 2, p. 388-393. — 1962. Neurosecretory control of the pars intermedia. *Gen. Comp. Endocrin.,* **2**, p. 161-169.

Farner (D. S.) et Ocksche (A.), 1962. — Neurosecretion in birds. *Gen. Comp. Endocrin.,* **2**, p. 113-147.

Farquhar (M. G.) et Hartman (F. J.), 1957. — Neuroglial structure and relationships as revealed by electron microscopy. *J. Neuropathol. Exptl. Neurol.*, **16**, p. 18-39.

Finley (K. H.), 1939. — The capillary beds of the paraventricular and supra-optic nuclei of the hypothalamus. *J. Comp. Neur.*, **71**, p. 1-19.

Florentin (P.), 1934. — Figures de destruction et de multiplication dans les neurones tubériens chez les Téléostéens. *C. R. Soc. Biol.*, **116**, p. 439-441. — 1936. Sur la vascularisation des noyaux végétatifs du diencéphale chez les Téléostéens. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **122**, p. 1090-1092.

Follenius (E.), 1960. — La vascularisation de l'hypophyse chez quelques Cyprinodontes. I^er^ Congr. Europ. d'Anat., Strasbourg. *Anat. Anz. ErgänzBd.*, **109**, p. 530-538. — 1962 *a*. Etude des neurones du noyau latéral du tuber de la Truite (*Salmo irideus* Gibb) au microscope électronique. *C. R. Soc. Biol.*, **156**, p. 938-942. — 1962 *b*. Rapports neurovasculaires et neuroglandulaires dans l'hypophyse de quelques poissons. Etude au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci.*, **255**, p. 3474-3476. — 1962 *c*. Ultrastructure des types cellulaires de l'hypophyse de quelques poissons téléostéens. Deuxième thèse originale. *Arch. anat. micr. Morph. exp.*, **52**, p. 429-468. — 1963. Etude comparative de la cytologie fine du noyau préoptique et du noyau latéral du tuber chez la Truite (*Salmo irideus* Gibb) et chez la Perche (*Perca fluviatilis* L.). Comparaison des deux types de neurosécrétion. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **3**, p. 66-85.

Follenius (E.) et Porte (A.), 1961 *a*. — Chronologie de la différenciation des cellules hypophysaires (entre 15 et 45 jours) chez *Lebistes reticulatus*. Etude au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci.*, **252**, p. 3139-3141. — 1961 *b*. Etude des différents lobes de l'hypophyse de la Perche (*Perca fluviatilis* L.) au microscope électronique. *C. R. Soc. Biol.*, **155**, p. 128-131. — 1962. Etude du noyau préoptique de la Perche (*Perca fluviatilis* L.) au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci.*, **254**, p. 930-932.

Fontaine (M.) et Raffy (A.), 1950. — Le facteur hypophysaire de rétention d'eau chez les Téléostéens. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **144**, p. 617-618.

Fridberg (G.) et Olsson (R.), 1959. — The praeoptico-hypophysial system, nucleus tuberis lateralis and the subcommissural organ of *Gasterosteus aculeatus* after changes in osmotic stimuli. *Z. Zellforsch.*, **49**, p. 531-540.

Fridberg (G.) et Samuelsson (B.), 1959. — The secretory conditions in the praeopico-hypophysial system of the roach *(Leuciscus rutilus)* and during the histogenesis. *Acta Zool.*, **40**, p. 365-376.

Fruhling (L.), Porte (A.) et Kempf (J.), 1960. — Traduction morphologique des processus de stockage de glycoprotéines chez le plasmocyte. Etude au microscope électronique. *C. R. Soc. Biol.*, **154**, p. 1281-1284.

Fujita (H.), 1957. — Electron microscopic observation on the neurosecretory granules in the pituitary posterior lobe of dog. *Arch. Histol. Jap.*, **12**, p. 165-172.

Gabe (M.), 1960. — Présence de composés décelables par la réaction de l'acide périodique Schiff dans le produit de neurosécrétion hypothalamique chez quelques Vertébrés. *C. R. Acad. Sci.*, **250**, p. 937-939.

Gerschenfeld (H. M.), Tramezzani (J. H.) et de Robertis (E.), 1960. — Ultrastructure and function in neurohypophysis of the Toad. *Endocrinology*, **66**, p. 741-762.

Gersh (I.), 1939. — The structure and function of the parenchymatous glandular cells in the neurohypophysis of the rat. *Amer. J. Anat.*, **64**, p. 407-443.

Godet (R.), 1961. — Etude expérimentale des relations intrahypophysaires de nature nerveuse et vasculaire chez le Protoptère. *C. R. Acad. Sci.*, **252**, p. 2308-2309.

Goldstein (K.), 1905. — Untersuchungen über Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische, nebst einigen Beiträgen über Mittelhirn und Kleinhirn derselben. *Arch. Mikr. Anat. Entw.*, **66**, p. 135-219.

Green (J. D.), 1951. — The comparative anatomy of the hypophysis with special reference to its blood supply and innervation. *Amer. J. Anat.*, **88**, p. 225-312.

GREEN (J. D.) et MAXWELL (D. S.), 1959. — Comparative anatomy of the hypophysis and observations on the mechanism of neurosecretion. *Symp. Comp. Endocrin.* Gorbmann, édit., p. 368-392.

GREEN (J. D.) et VAN BREEMEN (V. L.), 1955. — Electron microscopy of the pituitary and observations on neurosecretion. *Amer. J. Anat.*, **97**, p. 177-227.

GRIFFITHS (M.), 1938 *a*. — Studies on the pituitary body. I. The phyletic occurrence of pituicytes with a discussion of the evidence for their secretory nature. *Proc. Linnean Soc. U. S. Wales*, **63**, p. 81-88. — 1938 *b*. Studies on pituitary body. II. Observations on the pituitary in dipnoi and speculations concerning the evolution of the pituitary. *Proc. Linnean Soc. U. S. Wales*, **63**, p. 89-94. — 1939. Secretory elements of the pars nervosa of the pituitary. *Nature*, **141**, p. 286.

GRIGNON (G.), 1955. — Etude de la substance neurosécrétée au niveau du système hypothalamo-hypophysaire chez l'embryon de Poule Rhode Island. *C. R. Soc. Biol.*, **149**, p. 1457-1459. — 1956. Développement du complexe hypothalamo-hypophysaire chez l'embryon de poulet. *Thèse Méd. Nancy*, 286 p.

GRODZINSKI (Z.) et HOYER (H.), 1938. — Echte Fische... dans BRONNS : *Tierreich*, **6**, 1, p. 23-44.

HAFFERL (A.), 1933. — *Das Arterien-system.* In : *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, **6**, p. 563-684, von BOLK, GÖPPERT, KALLIUS. Urban Schwarzenberg, Berlin.

HAGEN (E. VON), 1951. — Ueber die feinere Histologie einiger Abschnitte des Zwischenhirns und der Neurohypophyse des Menschen. *Acta Anat.*, **16**, p. 367. — 1936. Die wichtigsten Endokrinen des Flussaals. *Zool. Jahrb. Anat. Ontog.*, **61**, p. 467-538.

HAGUENAU (F.), 1958. — The ergastoplasm. *Int. Rev. Cytol.*, **7**, p. 425-483.

HAGUENAU (F.) et BERNHARD (W.), 1955. — L'appareil de Golgi dans les cellules normales et cancéreuses de Vertébrés. *Arch. Anat. Micr.*, **44**, p. 27-55.

HALLER (B.), 1898. — Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. *Morphol. Jahrb.*, **25**, p. 31-114.

HANSTROM (B.), 1946. — The hypophysis in a tiger *(Felis tigris)* and in an indian elefant *(elephas maximus)*. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund.*, N. F., **57**, p. 8. — 1952. Transportation of colloid from the neurosecretory hypothalamic centres of the brain into the blood vessels of the hypophysis. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Lund. Förh.*, **22**, p. 1-5. — 1954. Miscellaneous observations on the neurosecretory pathway in the mammalian hypophysis. *Acta Neuroveg.*, **8**, p. 270-282. — 1955. Notes on the hypothalamic neurosecretion of the Wolf. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Lund. Förhdbg.*, **25**, 12 p.

HARTMANN (J. F.), 1958. — Electron microscopy of the neurohypophysis in normal and histamine-treated rats. *Z. Zellforsch.*, **48**, p. 291-308.

HARRIS (G. W.), 1947. — The hypophysial portal vessels of the Purpoise *(Phocaena phocaena)*. *Nature*, **159**, p. 874. — 1955. *Neural control of the pituitary gland.* Arnold publ. London, 298 p.

HASEGAWA (K.), 1960. — Comparative anatomy of the vascular supply in the hypothalamic-hypophysial system. *J. Med. Sci.*, **11**, p. 147-193.

HELLER (H.), 1947. — Antidiuretic hormone in pituitary glands of newborn rats. *J. of Physiol.*, **106**, p. 28-32.

HELLER (H.) et LEDERIS (K.), 1962. — Characteristics of isolated neurosecretory vesicles from mammalian neural lobes. 3rd Int. Symp. Neurosecret., Bristol, 1961. *Memoirs of Soc. for Endocrin.*, **12**, p. 35-50.

HERLANT (M.), 1954. — Anatomie et physiologie comparée de l'hypophyse dans la série des Vertébrés. *Bull. Soc. Zool.*, **79**, p. 256-281.

HERRING (P. T.), 1908. — The histological appearances of the mammalian pituitary body. *Quart. J. Exp. Physiol.*, **1**, p. 121-159.

HILD (W.), 1950. — Zur Frage der Neurosekretion im Zwischenhirn der Schleie *(Tinca vulgaris)* und ihrer Beziehungen zur Neurohypophyse. *Z. Zellforsch.*, **35**, p. 33-46. — 1951. Vergleichende Untersuchungen über Neurosekretion im Zwischenhirn von Amphibien und Reptilien. *Z. Anat. Ent. Gesch.*, **115**, p. 459-479

Hild (W.) et Zetler (G.), 1953. — Ueber die Funktion des Neurosekrets im Zwischenhirn-Neurohypophysensystem als Trägersubstanz für Vasopressin, Adiuretin und Oxytocin. *Z. Exp. Med.*, **120**, p. 236-243.

Holmes (R. L.), 1962. — Discussion du rapport de de Robertis. 3e Symp. Int. Neurosécrét. Bristol. *Memoirs of Soc. for Endocrin.*, **12**, p. 18.

Holmes (R. L.) et Knowles (F. G. W.), 1959.— Electron microscope observations on the neurohypophysis of the Ferret. *Nature*, **183**, p. 1745. — 1960. Synaptic vesicles in the neurohypophysis. *Nature*, **185**, p. 710-711.

Holmgren (U.) et Chapman (G. B.), 1960. — The fine structure of the urophysis spinalis of the Teleost fish : *Fundulus heterocl.* L. *J. Ultrastruct. Res.*, **4**, p. 15-25.

Horstmann (E.) : Die Neuroglia und ihre physiologische Bedeutung. Ier Congr. Europ. Anat.; *Anat. Anz. ErgBd.*, **109**, p. 196-203.

Ito (T.) et Oishi (K.), 1950. — Zytologische Untersuchung der Zwischenhirndrüse von *Bufo vulgaris japonicus. Okajimas Fol. Anat. Jap.*, **23**, p. 35-50.

Kappers (C. U. D.), 1934. — Feinerer Bau und Bahnverbindung des Zentralnervensystems. In : *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, **2**, p. 421. Urban Schwarzenberg, Berlin.

Kerr (T.), 1942 *a*. — A comparative study of some Teleost Pituitaries. *Proc. Zool. Soc. London*, **112**, A, p. 37-56. — 1942 *b*. On the pituitary of the Perch *(Perca fluviatilis). Quart. J. Micr. Sci.*, **83**, p. 299-318.

Kivalo (E.) et Talanti (S.), 1957. — The fœtal development of the hypothalamic-hypophysial neurosecretory system of the cow embryo. *Acta endocrinol. Danemark*, **26**, n° 4, p. 471-476.

Knoche (H.), 1960. — Ursprung, Verlauf und Endigung der hypothalamischen Bahn. *Z. Zellforsch.*, **51**, p. 658-704.

Kobayashi (H.), Bern (H. A.), Nishioka (R. S.) et Hyodo (Y.), 1961. — The hypothalamo-hypophysial neurosecretory system of the parakeet *Melopsittacus undulatus. Gen. Comp. Endocrin.*, **1**, p. 545-564.

Koelle (G. B.) et Geesy (C.), 1961. — Localization of acetylcholinesterase in the neurohypophysis and its functional implications. *Proc. Soc. Exp. Biol.*, **4**, 106, p. 625-628.

Krause (R.), 1923. — *Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen*, de Gruyter Co, Berlin, Leipzig.

Krsanowska (H.), 1954. — The main vessels of brain in *Silurus. Folia Morph.*, **4**, p. 257-272.

Krsulovic (J. D.), 1961. — Fenomenos de neurosecrecion en los nucleos hipotalamicos de la Carpa *(Cyprinus carpio). Biologica (Chili)*, **32**, p. 7-15.

Kurosumi (K.), 1961. — Electron microscopic analysis of the secretion mechanism. *Internat. Rev. Cytol.*, **2**, p. 1-124.

Kurosumi (K.), Matsuzawa (T.) et Shibasaki (S.), 1961. — Electron microscope studies on the fine structures of the pars nervosa and pars intermedia and their morphological interrelation in the normal rat hypophysis. *Gen. Comp. Endocrin.*, **1**, p. 433-452.

Landsmeer (J. M. F.), 1947. — La vascularisation de la glande pituitaire du Rat blanc. *C. R. Ass. Anat. Paris*, **51**, p. 280-282.

Lasansky (A.) et Sabatini (D. D.), 1957. — Distribucion de los grupos sulfidrilo y disulfuro en la neurohipofisis y el hipotalamo del sapo. *Rev. Soc. Argent. Biol.*, **33**, p. 177-182.

Lederis (K.), 1961. — Vasopressin and oxytocin in the mammalian hypothalamus. *Gen. Comp. Endocrin.*, **1**, p. 80-89.

Legait (H.), 1957. — La vascularisation du lobe distal de l'hypophyse des Téléostéens comparée à celle des autres Vertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, **151**, p. 1940-1943.

Legait (H.) et Legait (E.), 1958 *a*. — Recherches sur l'ultrastructure de l'hypophyse chez quelques Téléostéens. *C. R. Soc. Biol.*, **152**, p. 130-133. — 1958 *b*. Etude de l'hypophyse de quelques Téléostéens au microscope électronique. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, **41**, p. 1-45.

LENYS (D.), 1962. — Etude morphologique des relations neurovasculaires hypothalamo-hypophysaires. *Thèse Fac. Médecine Nancy.*

LERAY (C.) et STAHL (A.), 1961. — Le complexe préoptico-neurohypophysaire chez les poissons étudié à l'aide d'un nouveau colorant du neurosécrétat. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, **23**, p. 153-159.

LERAY (C.), SEITE (R.) et STAHL (A.), 1961. — Les rapports de la neurosécrétion préoptique et de l'adénohypophyse chez quelques poissons téléostéens. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **155**, p. 1341-1343.

LÉVÈQUE (TH. F.) et SMALL (M.), 1959. — The relationship of the pituicyte to the posterior lobe hormones. *Endocrinology*, **65**, p. 909-915.

LEVER (J. B.), 1955. — Electron microscope observations on the adrenal cortex. *Amer. J. Anat.*, **97**, p. 409-420.

LOFGREN (F.), 1960. — The significance of the infundibular cavity in the neuroendocrine system. I[er] Congr. Europ. Anat. Strasbourg. *Anat Anz. ErgBd.* **109**, p. 507-508.

MARTINEZ (P. M.), 1960. — The structure of pituitary stalk and the innervation of the neurohypophysis in the cat. *Thèse Méd. Leiden*, 158 p.

MAZZI (V.), 1952. — I fenomeni neurosecretori nel nucleo magnocellulare preottico dei Selaci e dei Ciclostomi. *Riv. di. Biol.*, **44**, p. 431-449. — 1954. Sulla presenza e sul possibile significato di fibre neurosecretorie ipotalamo-ipofisarie rel labo intermedio dell' ipofisi del Tritone crestato. *Monit. Zool. Ital.*, **62**, p. 1-8.

MC CONNEL (E. M.), 1953. — The arterial blood supply of the human hypophysis cerebri. *Anat. Rec.*, **116**, p. 175-203.

MELLINGER (J. C. A.), 1960. — Contribution à l'étude de la vascularisation et du développement de la région hypophysaire d'un sélacien (*Scyliorhinus caniculus* L.). *Bull. Soc. Zool. France*, **85**, p. 123-139. — 1963. Etude histophysiologique du système hypothalamo-hypophysaire de *Scyliorhinus caniculus* en état de mélanodispersion permanente. *Gen. Comp. Endocrin.*, 3, p. 26-45. — 1963. Contribution à l'étude du système hypothalamo-hypophysaire des Poissons Elasmobranches. Les relations neuro-vasculo-glandulaires dans l'appareil hypophysaire de la Roussette (*Scyliorhinus caniculus* L.). *Thèse ès Sciences Strasbourg*, à paraître dans : *Arch. Anat. Histol. Embryol. norm. exp.*

MELLINGER (J. C. A.), FOLLENIUS (E.) et PORTE (A.), 1962. — Présence de terminaisons neurosécrétoires sur les capillaires primaires du système porte hypophysaire de la Roussette *(Scyliorhinus caniculus)*. Etude au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci.*, **254**, p. 1158-1159.

MELVILLE (E. V.) et HARE (K.), 1945. — Antidiuretic material in the supraoptic nucleus. *Endocrinology*, **36**, p. 323-339.

METUZALS (J. VON), 1952. — Ueber eigenartige Nervenzellen in der Hypophyse des Bitterlings *(Rhodeus amarus)*. *Acta Anat.*, **14**, p. 124-140.

MEURLING (P.), 1960. — Presence of a pituitary portal system in Elasmobranchs. *Nature*, **187**, p. 336-337.

MIRAGLIA (T.), 1958. — Le arterie e le vene della regione infundibulo-ipofisaria del ratto. *Biol. Latina*, **11**, p. 44-72.

MIRAGLIA (T.) et TEIXEIRA (A. M. C.), 1960. — Appunti sulla struttura e sulla vascolarizzazione dell' ipofisi del « Sagui » *(Callithrix jacchus)*. *Biol. Latina*, **13**, p. 199-218.

MORATO (W.), 1939. — Hypophysis cerebri embriologia histologia e histofisiologia. *Thèse Méd. Lisboa*, Imprensa medica, 269 p.

MORATO (M. J. X.) et FERREIRA (J. F. D.), 1957. — Sur l'ultrastructure des capillaires de l'area postrema chez le lapin. *C. R. Soc. Biol.*, **151**, p. 1488-1490.

MORIN (F.), 1939. — Ricerche sulla vascolarizzazione dell' ipofisi e della sostanza nervosa contigua. *Anat. Anz.*, **88**, p. 369-380.

MURAKAMI (M.), 1961. — Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die neurosekretorischen Zellen im Hypothalamus von *Gecko japonicus*. *Arch. Hist. Jap.*, **21**, p. 323-337. — 1962. Elektronenmikroskopische Untersuchung der neurosekretorischen Zellen im Hypothalamus der Maus. *Z. Zellforsch.*, **56**, p. 277-299.

Nowakovsky (H.), 1951. — Infundibulum und Tuber cinereum der Katze. *Dtsch. Z. Nervenheilk.*, **165**, p. 261-340.

Olivereau (M.), 1954. — Hypophyse et glande thyroïde chez les poissons. Etude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes, en particulier chez *Salmo salar* L. *Ann. Inst. Océanogr.*, **29**, p. 95-296. — 1961. Cytologie adénohypophysaire chez les Agnathes, les Poissons et les Amphibiens. In : *Histophysiologie du complexe hypothalamo-hypophysaire.* Séminaires du Collège de France, Chaire d'histophysiologie, n° 1, p. 83-96.

Olsson (R.), 1959. — The neurosecretory hypothalamus system and the adenohypophysis of Myxine. *Z. Zellforsch.*, **51**, p. 97-107.

Ortmann (R.), 1951. — Ueber experimentelle Veränderung der Morphologie des Hypophysenzwischenhirnsystems und die Beziehung der sog. « Gomori Substanz » zum Adiuretin. *Z. Zellforsch.*, **36**, p. 92-140. — 1956. Histochemische Untersuchungen an den Kerneinschlusskörpern der Ganglienzellen im Nucleus praeopticus des Karpfen (*Cyprinus Carpio* L.). *Z. Anat.*, **119**, p. 485-499. — 1958. Neurosekretion und Proteinsynthese. *Z. Mikr. Anat. Forsch.*, **64**, p. 215-227.

Palade (G. E.), 1954. — Electron microscope observations of interneuronal and neuromuscular synapses. *Anat. Rec.*, **118**, abstr. 110, p. 335. — 1955 *a*. Studies on the endoplasmic reticulum. II. Simple dispositions in cells *in situ*. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, **1**, p. 567-582. — 1955 *b*. A small particulate component of the cytoplasm. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, **1**, p. 59-68.

Palade (G. E.) et Siekevitz (P.), 1956. — Liver microsomes, an integrated morphological and biochemical study. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 171-198.

Palay (S. L.), 1943. — Neurosecretion : V. The origin of neurosecretory granules from the nuclei of nerve cells in fishes. *J. Comp. Neur.*, **79**, p. 247-275.

Palay (S. L.), 1945. — Neurosecretion : VII. The preoptico-hypophysial pathway in fishes. *J. Comp. Neur.*, **82**, p. 129-143. — 1955. An electron microscope study of the neurohypophysis in normal, hydrated, and deshydrated rats. *Anat. Rec.*, **121**, p. 348. — 1956 *a*. Structure and function in the neuron. *Progress in Neurobiology :* I. Neurochemistry. S. Korey et J. I. Nurnberger, édit., Hoeber, N. Y., VI, p. 64-82. — 1956 *b*. Synapses in the central nervous system. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, suppl., **2**, p. 193-202. — 1957. The fine structure of the neurohypophysis. *Progress in Neurobiology :* II. Ultrastructure and cellular chemistry of neural tissue. S. Korey et J. I. Nurnberger, édit., N. Y., p. 31-49. — 1958 *a*. The morphology of secretion. In : *Frontiers in cytology*, S. L. Palay, édit. Yale University Press, New Haven, p. 305-342. — 1958 *b*. The morphology of synapses in the central nervous system. *Exp. Cell Res.*, suppl., **5**, p. 275-293. — 1960 *a*. Fine structure of neurosecretory cells in the preoptic nucleus of fishes. *Proc. 2nd Europ. Reg. Conference on Electron Microscopy*, Delft 2, p. 831. — 1960 *b*. The fine structure of secretory neurons in the preoptic nucleus of the goldfish (*Carassius auratus*). *Anat. Rec.*, **138**, p. 417-425.

Palay (S. L.) et Palade (G. E.), 1955. — The fine structure of neurons. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, **1**, p. 69-88.

Pappenheimer (J. R.), 1953. — Passage of molecules through capillary walls. *Physiol. Rev.*, **33**, p. 387-423.

Pappenheimer (J. R.), Renkin (E. M.) et Borrero (L. M.), 1951. — Filtration, diffusion and molecular sieving through peripheral capillary membranes. A contribution to the pore theory of capillary permeability. *Amer. J. Physiol.*, **167**, p. 13-46.

Pasteels (J. L.), 1954. — Suppression des connexions hypothalamo-hypophysaires chez la larve de Pleurodèles (*Pleurodeles waltii*), son retentissement sur la différenciation de l'hypophyse et son activité gonadotrope. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, p. 939-940.

Pétrovic (A.) et Porte (A.), 1961. — Sur les modifications ultrastructurales de la préhypophyse du cobaye adulte sous l'action d'extraits embryonnaires en culture organotypique. *C. R. Soc. Biol.*, **155**, p. 2013-2027.

PICKERING (B. T.) et HELLER (H.), 1959. — Chromatographic and biological characteristics of fish and frog neurohypophysial extracts. *Nature*, **184**, p. 1463-1465.

PICKFORD (G. E.) et ATZ (J. W.), 1957. — The physiology of the pituitary gland of fishes. *N. Y. Zool. Soc.*, 613 p.

POLICARD (A.) et BAUD (C. A.), 1958. — *Les structures inframicroscopiques normales et pathologiques des cellules et des tissus.* Masson et C^ie^, édit., 473 p.

POPA (G. D.) et FIELDING (V.), 1930. — A portal circulation from the pituitary to the hypothalamic region. *J. Anat.*, **65**, p. 88-91.

PORTE (A.), 1960. — Contribution de la microscopie électronique à l'étude de la cellule plasmocytaire. *Thèse Fac. Médecine Strasbourg.*

RASQUIN (P.) et STOLL (L. M.), 1955. — Effects of pitressin and water injections on the secretion of brain and hypophysis in a teleost. *Anat. Rec.*, **122**, p. 452-453. — 1957. Effects of pitressin and water injections on secretions of brain and hypophysis in a teleost. *J. Comp. Neurol.*, **107**, p. 273-293.

RINEHART (J. F.) et FARQUHAR (M. G.), 1955. — The fine vascular organization of the anterior pituitary gland. *Anat. Rec.*, **121**, p. 207-239.

ROBERTSON (J. D.), 1954. — Electron microscope observations on a reptilian myoneural juction. *Anat. Rec.*, **118**, p. 346. — 1956. The ultrastructure of a reptilian myo-neural junction. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 381-393.

RODECK (H.) et CAESAR (R.), 1956. — Zur Entwicklung des neurosekretorischen Systems bei Säugern und Mensch und der Regulationsmechanismen des Wasserhaushaltes. *Z. Zellforsch.*, **44**, p. 666-691.

ROFFI (J.), 1958. — Dosage de la vasopressine dans l'hypophyse du fœtus du Rat en fin de gestation. *C. R. Soc. Biol.*, **152**, p. 741-743.

ROMEIS (B.), 1940. — Innersekretorische Drüsen II. Hypophyse. *Hdbch der mikr. Anat. des Menschen.* W. V. Möllendorf, Bd 6, 3, 625 p.

ROMIEU (M.) et STAHL (A.), 1952. — Recherches cytologiques et cytochimiques sur les fonctions neurosécrétoires des cellules nerveuses de l'hypothalamus. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **146**, p. 1230-1233.

ROMIEU (M.), STAHL (A.) et COTTE (G.), 1953. — Cytologie des cellules nerveuses de l'hypothalamus. *Acta Anat. (Bâle)*, **18**, p. 74-79.

ROTHBALLER (A. B.), 1953. — Changes in the rat neurohypophysis induced by painful stimuli with particular reference to neurosecretory material. *Anat. Rec.*, **115**, p. 21-41.

ROUSSY (G.) et MOSINGER (M.), 1934. — Processus de sécrétion neuronale dans les noyaux végétatifs de l'hypothalamus chez l'homme. La « neurocrinie ». *C. R. Soc. Biol. Paris*, **115**, p. 1143-1145. — 1935. Sur la plurinucléose neuronale dans les noyaux végétatifs de l'hypothalamus des mammifères. *C. R. Soc. Biol.*, **118**, p. 736-738. — 1946. *Traité de neuroendocrinologie.* Masson et C^ie^, édit., Paris.

SACHS (H.), 1959 *a*. — Vasopressin biosynthesis. *Biochim. biophys., Acta*, **34**, p. 572. — 1959 *b*. Vasopressin biosynthesis. I. *In vivo* studies. *J. of Neurochem.*, **5**, p. 297-303. — 1961. Studies concerned with vasopressin synthesis. In : *Regional Neurochemistry.* Edit. S. KETY et J. EIKES, p. 264-273. Oxford Pergamon Press.

SANO (Y.) et KNOOP (A.), 1959. — Elektronenmikroskopische Untersuchungen am kaudalen neurosekretorischen System von *Tinca vulgaris*. *Z. Zellforsch.*, **49**, p. 464-492.

SCHARRER (E.), 1928. — Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. I. Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische. *Z. Vergl. Physiol.*, **7**, p. 1-38. — 1930. Ueber sekretorisch tätige Zellen im Thalamus von *Fundulus heteroclitus* L. II. Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische. *Z. Vergl. Physiol.*, **11**, p. 767-773. — 1932. Die Sekretproduktion im Zwischenhirn einiger Fische. III. Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische. *Z. Vergl. Physiol.*, **17**, p. 491-509. — 1933. Ueber die Zwischenhirndrüse der Säugetiere. *Sitzgsber. Ges. Morph. Physiol. München*, **42**, p. 36-41. — 1934. Zwischenhirndrüse und Häutung bei der Erdkröte *Bufo vulgaris*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, p. 23-27. — 1935. Ueber die Beteiligung des Zellkernes an sekretorischen Vorgängen in Nervenzellen. *Frankfurt Z. Path.*, **47**, p. 143-151. — 1937. Vergleichende Untersuchungen über

die zentralen Anteile des vegetativen Systems. *Z. Anat.*, **106**, p. 169-192. — 1944. The blood vessels of the nervous tissue. *Quart. Rev. Biol.*, **19**, p. 308-318. — 1950. A technique for the demonstration of the blood vessels in the developing central nervous system. *Anat. Rec.*, **107**, p. 319-327. — 1952. Das Hypophysen-Zwischenhirnsystem von *Scyllium stellare*. *Z. Zellforsch.*, **37**, p. 196-204. — 1954. The maturation of the hypothalamo-hypophysial system in the dog. *Anat. Rec.*, **118**, p. 439. Abstr. D 41.

Scharrer (E.) et Frandson (R. D.), 1954. — The mode of release of neurosecretory material in the posterior pituitary of the dog. *Anat. Rec.*, **118**, p. 350.

Scharrer (E.) et Gaupp (R.), 1933. — Neuere Befunde am Nucleus supraopticus und Nucleus paraventricularis des Menschen. *Z. ges. Neurol. Psychiat.*, **148**, p. 766-772.

Scharrer (E.) et Scharrer (B.), 1954. — Neurosekretion. Möllendorff's. *Handb. Mikr. Anat. des Menschen.*, **6**, 5, p. 953-1066. Springer, Verlag, Berlin. — 1954. Hormones produced by neurosecretory cells. *Progr. Horm. Res.*, **10**, p. 183-240.

Scharrer (E.), Palay (S. L.) et Nilges (R. G.), 1945. — Neurosecretion : VIII. The Nissl substance in secreting nerve cells. *Anat. Rec.*, **92**, p. 23-31.

Schiebler (Th. H.), 1952. — Zur Histochemie des neurosekretorischen hypothalamisch-neurohypophysären Systems. *Acta Anat.*, **15**, p. 393-416.

Scrimshaw (N. S.), 1944. — Superfetation in poeciliid fishes. *Copeia*, p. 180-183.

Scruggs (W. M.), 1939. — The epithelial components of the teleost pituitary gland as identified by a standardized method of selective staining. *J. Morphol.*, **65**, p. 187-215.

Siekevitz (P.) et Palade (G. E.), 1960. — A cytochemical study on the pancreas of the guinea pig. V. *In vivo* incorporation of leucine-I-$C^{14}$ into the chymotrypsinogen of various cell fractions. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, **7**, p. 619-644.

Sloper (J. C.), 1955. — Hypothalamic neurosecretion in the dog and cat, with particular reference to the indentification of neurosecretory material with posterior lobe hormone. *J. Anat. G. B.*, **89**, p. 301-316. — 1958 *a*. Hypothalamo-neurohypophysial neurosecretion. *Intern. Rev. Cytol.*, **7**, p. 337-389. — 1958 *b*. The application of newer histochemical and isotope techniques for the localisation of proteinbound cystine or cysteine to the study of hypothalamic neurosecretion in normal and pathological conditions. *II^e Symp. Int. Neurosecret. Lund*, p. 20-25.

Spatz (H.), 1953. — Das Hypophysen-Hypothalamus System in seiner Bedeutung für die Fortpflanzung. *Anat. Anz. ErgBd.* **100**, p. 46-86.

Spatz (H.), Diepen (R.) et Gaupp (V.), 1948. — Zur Anatomie des Infundibulum und des Tuber cinereum beim Kaninchen. Zur Frage der Verknüpfung von Hypophyse und Hypothalamus. *Dtsch. Z. Nervenheilk*, **159**, p. 229-268.

Speidel (C. C.), 1919. — Gland cells of internal secretion in the spinal cord of the skates. *Carnegie Inst. Washington*, **13**, 281, p. 1-31.

Stahl (A.), 1953. — La neurosécrétion chez les Poissons téléostéens. Contribution à l'étude de la neurohypophyse chez les Mugilidés. *C. R. Soc. Biol.*, **147**, p. 841. — 1957. Recherches sur les élaborations cellulaires et la neurosécrétion dans l'encéphale des Poissons Téléostéens. *Acta Anat.*, suppl., **28**, p. 31.

Stahl (A.) et Seite (R.), 1955. — Sur la présence d'une élaboration figurée dans les cellules neurosécrétrices du noyau préoptique chez les Poissons téléostéens. *C. R. Soc. Biol.*, **149**, p. 382-384.

Stahl (A.) et Leray (C.), 1962. — The relationship between diencephalic neurosecretion and the adenohypophysis in teleost fishes. III^e Symp. Neurosecret., Bristol, 1961. Publ. *Memoirs of the Soc. for Endocrinology*, **12**, p. 149-163. Acad. Press.

Stanfields (J. P.), 1960. — The blood supply of the human pituitary gland. *J. Anat.*, **94**, p. 257-273.

Stendell (W.), 1914. — Die Hypophysis cerebri. Dans : *Lehrbuch der vergl. mikroskp. Anatomie der Wirbeltiere*, par Oppel, Bd **8**. G. Fischer, Jena.

Stutinsky (F.), 1946. — Sur certaines terminaisons nerveuses de la neurohypophyse des mammifères. *Ann. Endocrin.*, **7**, p. 231-237. — 1950. Colloïde, corps de Herring et substance Gomori-positive de la neurohypophyse. *C. R. Soc. Biol.*

*Paris,* **144**, p. 1357-1358. — 1951. Sur l'origine de la substance Gomori-positive du complexe hypothalamo-hypophysaire. *C. R. Soc. Biol. Paris,* **145**, p. 367-370. — 1953 *a*. La neurosécrétion chez les Vertébrés. *Ann. Biol.,* **29**, p. 487-516. — 1953 *b*. La neurosécrétion chez l'anguille normale et hypophysectomisée. *Z. Zellforsch.,* **39**, p. 276-297. — 1955. Contribution à l'étude du complexe hypothalamo-neurohypophysaire. *Thèse Fac. Sci. Paris.* — 1957. Recherches morphologiques sur le complexe hypothalamo-neurohypophysaire. Mémoire H. S. 2. *Bull. Micr. Appl.*

Symposium : I. Sur la neurosécrétion. *Publ. Stat. Zool. Naples,* 1954. — II. Sur la neurosécrétion. *Publ. Springer Verl.,* 1958. — III. Sur la neurosécrétion. *Mémoirs of the Soc. for Endocrin.,* n° 12. — Acad. Press, 1962.

Tavarez de Sousa, 1943. — Estudos de citologia hipofisaria. *Thèse de Coimbra.*

Tilney (F.), 1911. — Study of the hypophysis cerebri, with special reference to its comparative histology. *Mem. Wistar Instit.,* **2**, Philadelphia. — 1915. The morphology of the diencephalic floor. *J. Comp. Neurol.,* **25**, p. 213-282.

Török (B.), 1960. — Neue Angaben zum Blutkreislauf der Hypophyse. I^er^ Congr. Europ. Anat., Strasbourg. *Anat. Anz. ErgBd.,* **109**, p. 622-629.

Tuurala (O.), 1957. — Ueber den Einfluss der osmotischen Belastung auf die Neurosekretion der Kleinfische : *Gasterosteus aculeatus* L. und *Phoxinus laevis* Agass aus dem Brackwasser des finnischen Meerbusens. *Ann. Acad. Sci. fenn.,* A, IV, Biol., **36**, p. 1-9.

Van den Eeckhoudt (J. P.), 1947. — Recherches sur l'influence de la lumière sur le cycle sexuel de l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Ann. Soc. Zool. Belg.,* **77**, p. 83-89.

Verney (E. B.), 1948. — The antidiuretic hormone and the factors wich determine its release. *Proc. Roy. Soc. London,* sér. B, **135**, p. 25-106.

Vivien (J.), 1958. — Les glandes endocrines. Dans : *Traité de Zoologie,* Grassé, **13**, p. 1470-1544.

Weiss (P.), 1944. — Evidence of perpetuel proximodistal growth of nerve fibers. *Biol. Bull.,* **87**, p. 160.

Wetzstein (R.), 1958. — Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Nebennierenmark von Maus, Meerschweinchen und Katze. *Z. Zellforsch.,* **46**, p. 517-576.

Wingstrand (K. G.), 1951. — The structure and development of the avian pituitary. *Thèse Lund,* 316 p. — 1953. Neurosecretion and antidiuretic activity in chick embryo with remarks on the subcommissural organ. *Ark. Zoologi,* **6**, p. 41-67. — 1956. The structure of the pituitary of the african lungfish, *Protopterus annectens* (Owen). *Vidensk. Medd. Dansk. Naturhist. Foren,* **118**, p. 193-210. — 1959. Attempts at a compareason between the neurohypophysial region in fishes and tetrapods, with particular regard to amphibians. *Comp. Endocrin. Symp.* Cold Spring Harbor, N. Y., p. 393-403. Acad. Press.

Wislocki (G. B.), 1938. — The vascular supply of the hypophysis cerebri of the rhesus monkey and man. In : *The Pituitary Gland. Ass. Res. Nerv. Ment. Dis. Res. Publ.,* **17**, p. 48-68.

Wislocki (G. B.) et King (L. S.), 1936. — The permeability of the hypophysis and hypothalamus to vital dyes; with a study of the hypophysial vascular supply. *Amer. J. Anat.,* **58**, p. 421-472.

Zelander (T.), 1957. — The ultrastructure of the adrenal cortex of the mouse *Z. Zellforsch.,* **46**, p. 710-716.

## *Abréviations utilisées dans le texte et dans les légendes des planches.*

| | |
|---|---|
| *A.* | Axone. |
| *A. B.* | Artère basilaire. |
| *A. Br. eff.* | Artère branchiale efférente. |
| *A. C. A.* | Artère cérébrale antérieure. |
| *A. C. D.* | Artère centrale du diencéphale. |
| *A. C. M.* | Artère centrale du mésencéphale. |
| *A. C. P.* | Artère centrale du proencéphale. |
| *A. C. P.* | Artère cérébrale postérieure. |
| *A. D.* | Artère du diencéphale. |
| *A. H.* | Artère hypophysaire. |
| *A. H. M.* | Artère hypothalamique médiane. |
| *A. O.* | Artère ophtalmique. |
| *A. L. T.* | Artère du lobe inférieur. |
| *B.* | Basale. |
| *Cap.* | Capillaire. |
| *C. A.* | Cellules acidophiles. |
| *C. a.* | Collier artériel. |
| *C. F.* | Coupe frontale. |
| *C. S.* | Coupe sagittale. |
| *C. T.* | Coupe transversale. |
| *C. O.* | Corps osmiophiles. |
| *E. M.* | Eminence médiane. |
| *F. P. O. H.* | Faisceau préoptico-hypophysaire. |
| *G.* | Golgi. |
| *G. E.* | Granules élémentaires. |
| *Gl.* | Glie. |
| *M.* | Méninge. |
| *M. A. H.* | Méta-adénohypophyse. |
| *Més. A. H.* | Méso-adénohypophyse. |
| *N. H.* | Neurohypophyse. |
| *N. L. T.* | Noyau latéral du tuber. |
| *N. P. O.* | Noyau préoptique. |
| *N. S. O.* | Noyau supraoptique. |
| *N. P. V.* | Noyau paraventriculaire. |
| *P.* | Pituicyte. |
| *P. A. H.* | Pro-adénohypophyse. |
| *P. N.* | Processus nerveux. |
| *Q. L. A.* | Queue du lobe antérieur. |
| *Syn.* | Synapse. |
| *T.* | Tige. |
| *V. L. A.* | Veine latérale antérieure. |
| *Vés. Syn.* | Vésicules synaptiques. |

# LÉGENDES DES PLANCHES HORS TEXTE

## Planche I

Formations ergastoplasmiques (corps de Nissl) dans la zone périphérique d'un neurone du N. P. O. de la *Perche*. Gr. : 24 000.

## Planche II *a*

Citernes ergastoplasmiques de la zone périphérique d'un neurone du N. P. O. de la *Perche*. Gr. : 24 000. Certaines citernes contiennent un matériel faiblement osmiophile.

## Planche II *b*

Neurone du noyau préoptique de la *Truite*. Cytoplasme contenant de nombreux grains osmiophiles. Le noyau présente une forme très contournée. Gr. : 24 000.

## Planche III

Zone centrale du cytoplasme d'un neurone du N. P. O. de la *Perche*. Plusieurs amas de vésicules golgiennes sont visibles sur ce cliché. Noyau très contourné. Présence de nombreux grains élémentaires de neurosécrétion. Gr. : 12 000.

## Planche IV

Complexes golgiens dans la zone centrale d'un neurone du N. P. O. de la *Perche*. Individualisation des grains élémentaires au voisinage des formations golgiennes. Présence de corps plus ou moins osmiophiles d'assez grand diamètre. Gr. : 24 000.

## Planche V *a*

Zone centrale d'un neurone du noyau « en bouquet » du mésencéphale de la *Perche*. Présence de corps plus ou moins osmiophiles. Gr. : 12 000.

## Planche V *b*

Processus de bourgeonnement des vésicules golgiennes à partir des grandes vacuoles. Dépôt du matériel osmiophile avant la séparation de la vésicule. N. L. T. *Truite*. Gr. : 40 000.

## Planche V *c*

Appareil de Golgi. Formation de la neurosécrétion par densification des vésicules golgiennes. N. P. O. *Perche*. Gr. : 36 000.

Planche VI *a*

Prolongement dentritique d'un neurone du N. P. O. de la *Perche* avec deux synapses axo-somatiques. Gr. : 20 000.

Planche VI *b*

Contact axosomatique. La partie synaptique de l'axone renferme de nombreuses vésicules synaptiques. Gr. : 32 000.

Planche VII *a*

Neurone du N. P. O. de la *Perche,* avec nombreux amas golgiens. Entre le neurone et le capillaire, présence de prolongements gliaux. Gr. : 9 600.

Planche VII *b*

Contact entre neurone et capillaire. Détail. Gr. : 17 600.

Planche VIII

Absence de contact neurovasculaire sur un capillaire du réseau superficiel. Coupes longitudinales de fibres crinophores avant leur entrée dans la tige (C. T.) *Rhodeus amarus.* Gr. : 12 000.

Planche IX *a*

Corps de Herring dans le lobe nerveux de l'hypophyse de la Perche. Gr. 24 000.

Planche IX *b*

Corps de Herring dans le lobe nerveux de *Lebistes reticulatus.* Présence de neurofilaments et de mitochondries. Gr. : 9 600.

Planche IX *c*

Lobe postérieur avec granules élémentaires de neurosécrétion chez un alevin de 15 jours. Gr. : 9 600 (C. S.). *Lebistes reticulatus.*

Planche IX *d*

Contacts neuroglandulaires au niveau de la méso-adénohypophyse (C. S.). *Lebistes reticulatus.*

Planche X *a*

Partie corticale du cytoplasme d'un neurone du N. L. T. d'une *Truite* immature Nombreux grains élémentaires. Ergastoplasme peu développé. Gr. : 24 000.

PLANCHE X *b*

Enroulements ergastoplasmiques dans la partie corticale d'un neurone du noyau latéral du tuber d'une *Truite adulte*. Vers la droite, la zone centrale avec les neurosécrétions. Gr. : 12 000.

PLANCHE XI *a*

Région centrale du cytoplasme d'un neurone du N. L. T. de la *Truite*. Complexe golgien. Structure des grains de neurosécrétion. Présence de quelques corps osmiophiles. Gr. : 36 000.

PLANCHE XI *b*

« Inclusion » nucléaire avec appareil de Golgi à vacuoles hypertrophiées. Quelques grains de neurosécrétion et zone de cytoplasme fibrillaire. N. L. T. *Truite*. Gr. : 11 200.

PLANCHE XI *c*

Dépôt fibrillaire dans l'inclusion nucléaire. Gr. : 24 000.

PLANCHE XI *d*

Inclusion nucléaire avec neurosécrétions, ergastoplasme et dépôts fibrillaires. La flèche indique une communication de l'inclusion avec le cytoplasme.

PLANCHE XII

Axone du faisceau P. O. H. passant au voisinage d'un neurone du N. L. T. Comparaison de la taille des neurosécrétions. N. L. T. *Truite*. Gr. : 9 600.

PLANCHE XIII

Zone centrale du cytoplasme d'un neurone du N. L. T. de la *Truite*. Complexes golgiens actifs. Nombreux corps osmiophiles. Gr. : 24 000.

PLANCHE XIV *a*

Départ d'un axone du N. L. T. Nombreux neurofilaments. Reticulum endoplasmique développé dans l'axone. Gr. : 12 000.

PLANCHE XIV *b*

Détail d'une synapse axosomatique sur un neurone du N. L. T. de la *Truite*. Gr. : 36 000.

PLANCHE XV *a*

Coupe tangentielle dans un capillaire de la pro-adénohypophyse de *Lebistes*. Présence de granules osmiophiles dans la basale et dans les espaces intercellulaires Gr. : 16 000.

Planche XV *b*

Coupe oblique dans un capillaire de la méso-adénohypophyse de *Cyprinodonte*. Présence d'un matériel granulaire dans la basale. Pores endothéliaux. Gr. : 19 200.

Planche XV *c*

Sinus veineux de la partie ventrale de la méso-adénohypophyse de la *Perche*. Présence d'un espace périvasculaire. Gr. : 20 000.

Planche XV *d*

Terminaison neurosécrétoire sur la basale d'un capillaire du lobe nerveux de *Lebistes reticulatus*. Pores endothéliaux. Gr. : 32 000.

Planche XVI *a*

Coupe parasagittale dans la paroi du pédoncule hypophysaire de la *Perche*. Gr. : 10 000.
Récessus infundibulaire dans la partie supérieure.

Planche XVI *b*

Coupe longitudinale des prolongements des épendymocytes du secteur oral de la neurohypophyse de la *Truite*. Gr. : 21 600.

Planche XVI *c*

Secteur cranial de la neurohypophyse de la *Perche*. Prolongements des cellules épendymaires et des cellules gliales. Présence de corps osmiophiles dans certaines cellules gliales. (C. S.) Gr. : 6 400.

Planche XVII

Faisceaux de fibres crinophores du secteur cranial de la neurohypophyse. Aspect des cellules gliales. Gr. : 4 800.

Planche XVIII

Terminaisons nerveuses appartenant à des fibres crinophores. Elles s'appliquent directement sur la membrane basale du capillaire. La basale contient de nombreuses fibres collagènes. Pro-adénohypophyse de la *Truite*. Gr. : 36 000.

Planche XIX

Terminaisons nerveuses crinophores sur un capillaire cheminant à la limite du secteur cranial de la neurohypophyse (C. S.). Gr. : 12 800.

PLANCHE XX

Zone marginale d'un processus nerveux dans la méso-adénohypophyse de la *Truite*. Deux terminaisons nerveuses au niveau de la basale. Gr. : 11 000.

PLANCHE XXI *a*

Zone péricapillaire dans l'hypothalamus ventral de *Phoxinus*. Cellules gliales à cytoplasme clair, pauvre en organites. Neurones à cytoplasme dense (C. S.). Gr. : 4 400.

PLANCHE XXI *b*

Prolongements épendymaires et cellules gliales du secteur oral de la neurohypophyse de *Perche*. Le cytoplasme des prolongements des épendymocytes contient de fines fibrilles. Gr. : 6 700.

PLANCHE XXI *c*

Pituicyte au contact d'un capillaire du lobe nerveux de la *Perche*. Certaines fibres crinophores sont enveloppées par le pituicyte. Gr. : 12 000.

PLANCHE XXII

Terminaisons nerveuses neuroglandulaires (T. N.) contenant de nombreuses vésicules synaptiques et quelques grains de neurosécrétion. Elles sont situées au voisinage immédiat de la membrane basale qui sépare la méso-adénohypophyse des processus nerveux. Cap = capillaire.

PLANCHE XXIII

Zone située au-dessus de celle de la planche XXII. De nombreuses fibres nerveuses se terminent contre la basale (B) coupée tangentiellement. Gr. : 16 000.

PLANCHE XXIV

Coupe longitudinale dans le lobe nerveux de la *Perche*. Nombreuses fibres crinophores Gomori+. P = pituicyte; ↙ enroulement de nature non déterminée; M. A. H., méta-adénohypophyse. Capillaire avec terminaisons nerveuses crinophores. Gr. : 4 400.

PLANCHE XXV *a*

Coupe dans une fibre myélinisée crinophore du lobe nerveux de la *Perche*. Les grains élémentaires de cette fibre ont un diamètre comparable à celui des grains des fibres non myéliniques voisines. Gr. : 20 000.

Planche XXV *b*

Neurosécrétions du faisceau préoptico-hypophysaire dans le lobe nerveux de la *Perche*. Gr. : 22 000.

Planche XXV *c*.

Neurosécrétions du faisceau préoptico-hypophysaire dans un axone du lobe nerveux de la *Truite*. Gr. : 22 000.

Planche XXVI.

Terminaisons nerveuses crinophores sur la basale délimitant un processus nerveux pénétrant dans la méso-adénohypophyse de la *Perche*. Partie inférieure : cellule acidophile. Gr. : 44 000.

Planche XXVII *a*.

Capillaire dans un processus nerveux pénétrant dans la méso-adénohypophyse de la *Truite*. Nombreuses terminaisons nerveuses en alignement palissadique sur le capillaire. Gr. : 7 200.

Planche XXVII *b*.

Détail des terminaisons nerveuses sur un capillaire de la neurohypophyse de la *Truite*. Présence de neurosécrétions de faible diamètre et de vésicules synaptiques. Gr. : 24 000.

Planche XXVIII *a*.

Coupe frontale dans un processus nerveux de la méso-adénohypophyse de *Phoxinus*. Quelques fibres quittent le processus et sont au contact direct des cellules glandulaires. Gr. : 6 800.

Planche XXVIII *b*.

Limite entre un processus nerveux et la méta-adénohypophyse.

Planche XXIX.

Terminaisons nerveuses sur un capillaire cheminant sur le bord de la pro-adénohypophyse de la *Truite*. Gr. : 17 600.

Planche XXX *a*.

Fibre probablement tubérienne au voisinage d'un capillaire du secteur cranial de la neurohypophyse. Terminaisons nerveuses sur la basale du capillaire. Prolongements épendymaires. *Truite* (C. S.). Gr. : 22 000.

Planche XXX *b*.

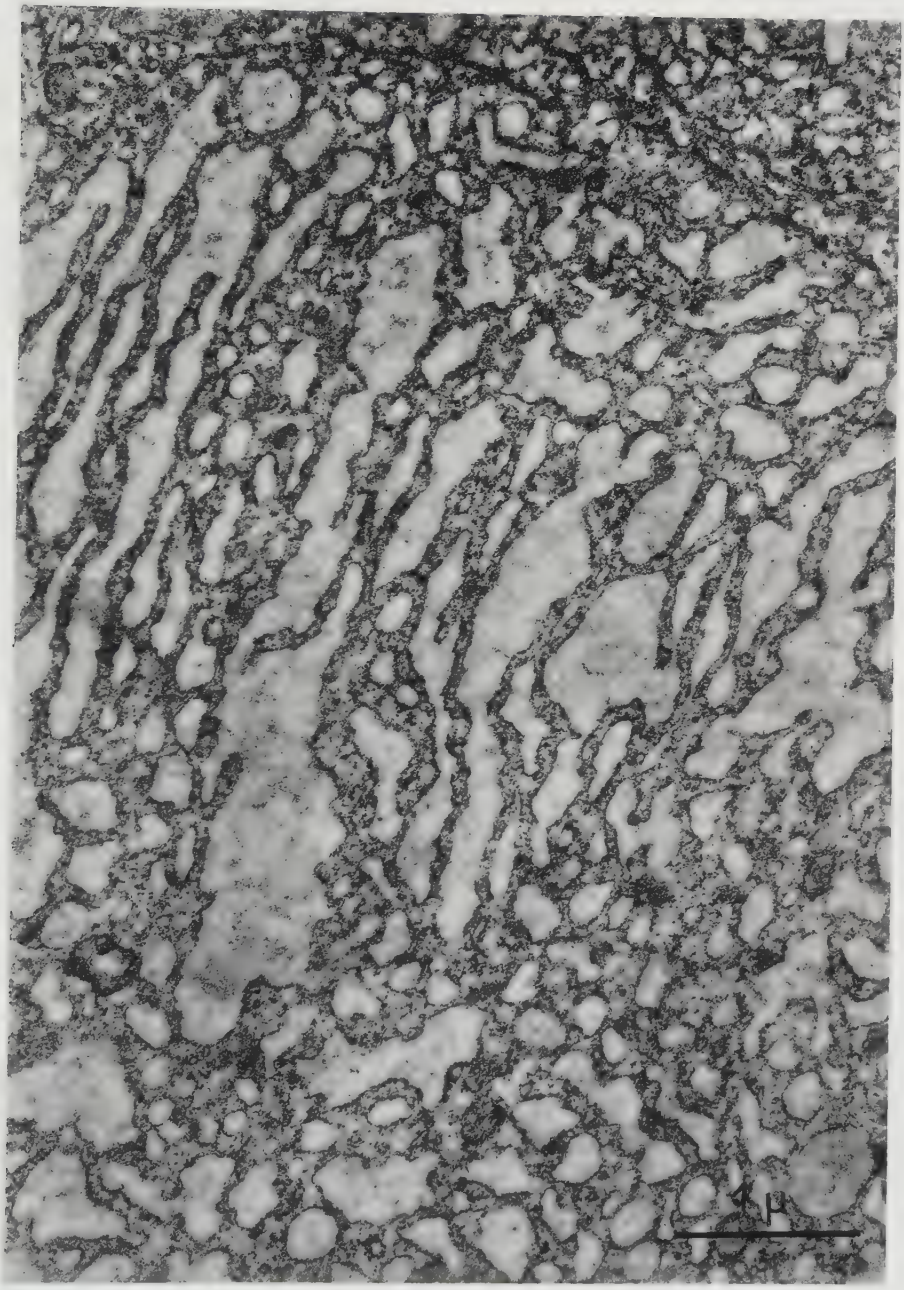
Terminaisons crinophores sur la basale de la bandelette chromophobe de la pro-adénohypophyse de la *Truite*. Gr. : 24 000.

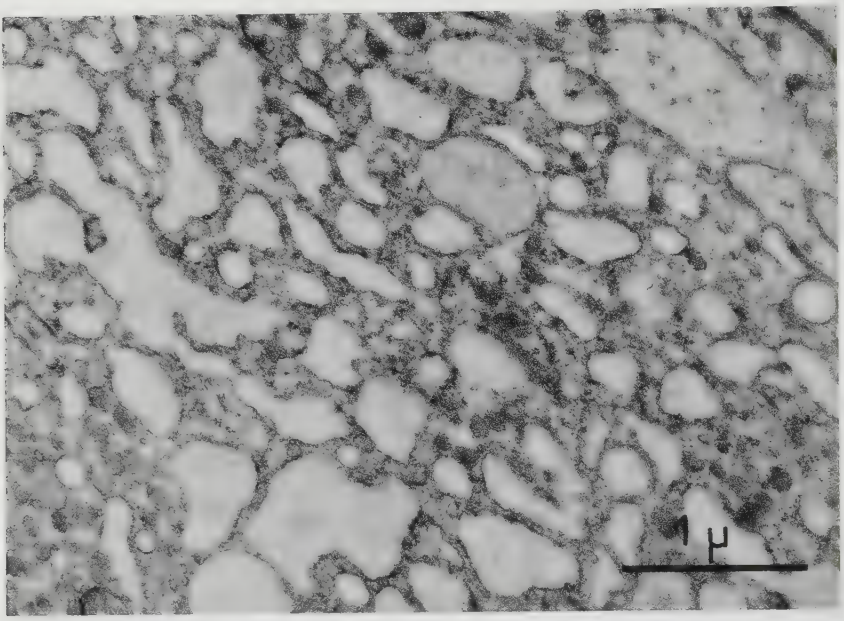
Planche XXXI.

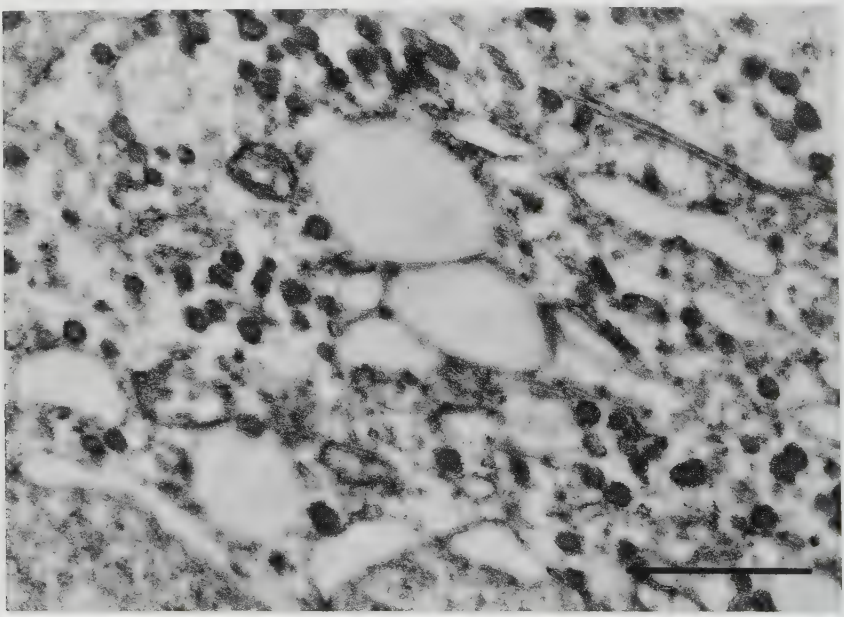
Processus nerveux pénétrant dans la pro-adénohypophyse de la *Perche*. Terminaisons nerveuses sur la basale marginale à gauche et sur celle du capillaire à droite. Au centre du processus, on distingue des prolongements d'épendymocytes. Gr. : 7 200.

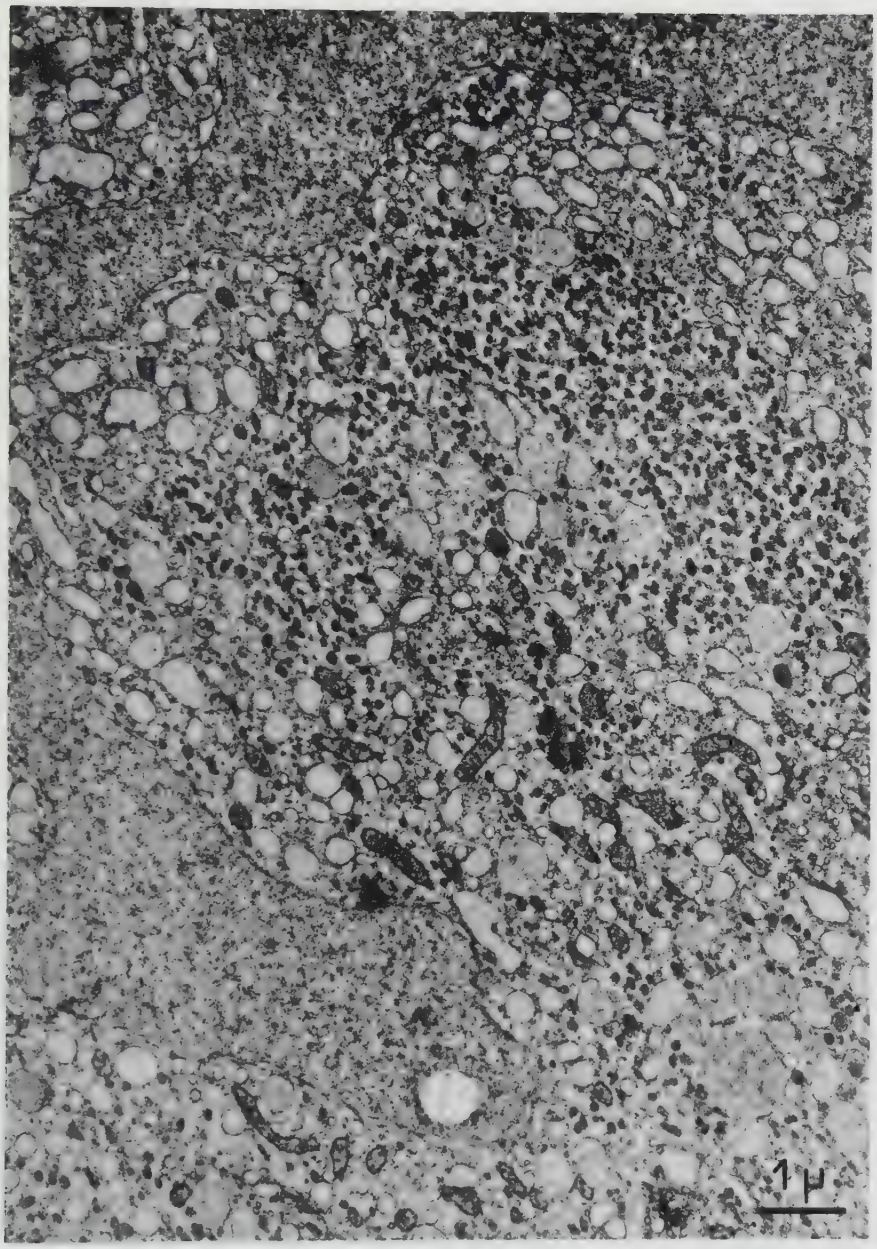
Planche XXXII.

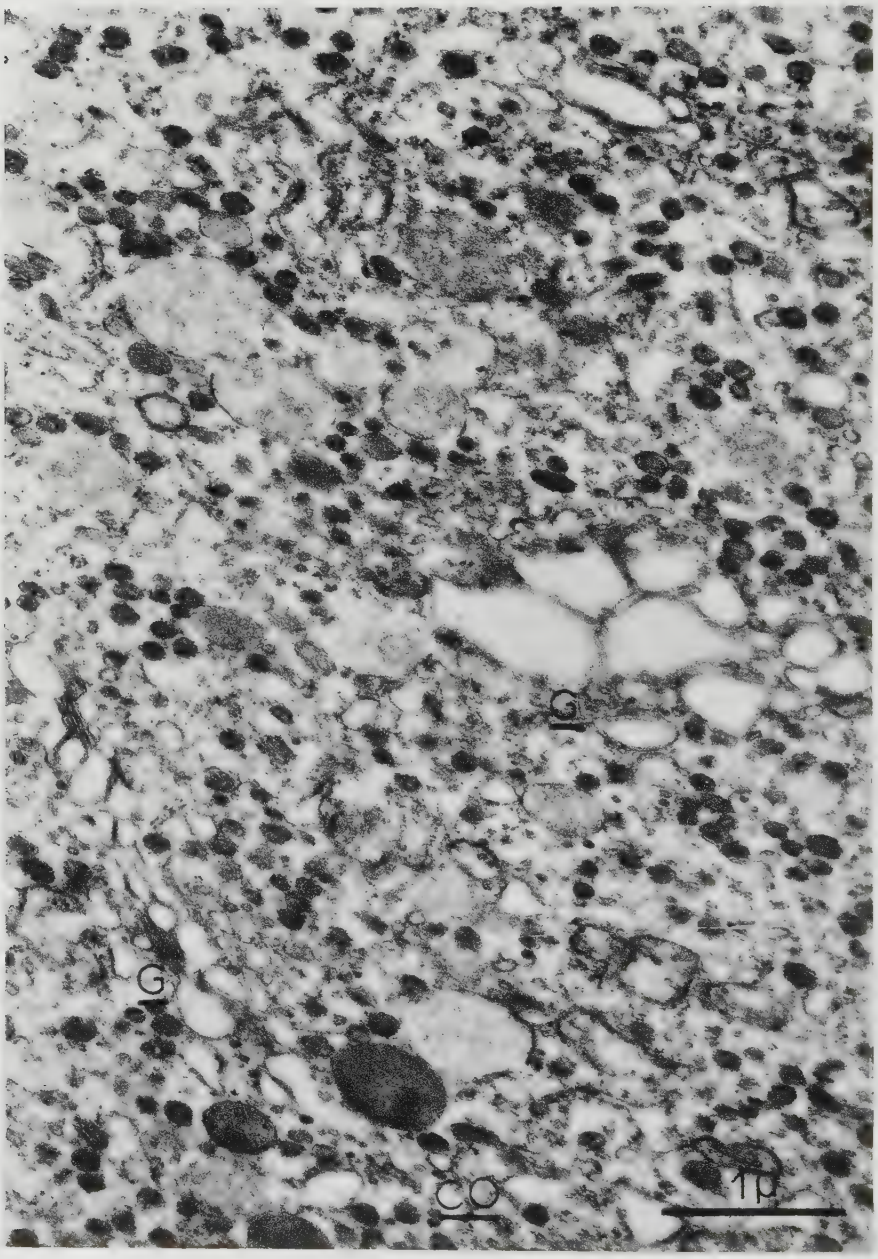
Terminaisons nerveuses sur la basale de la bandelette chromophobe de la pro-adénohypophyse de la *Perche*. Gr. : 24 000.


1 µ



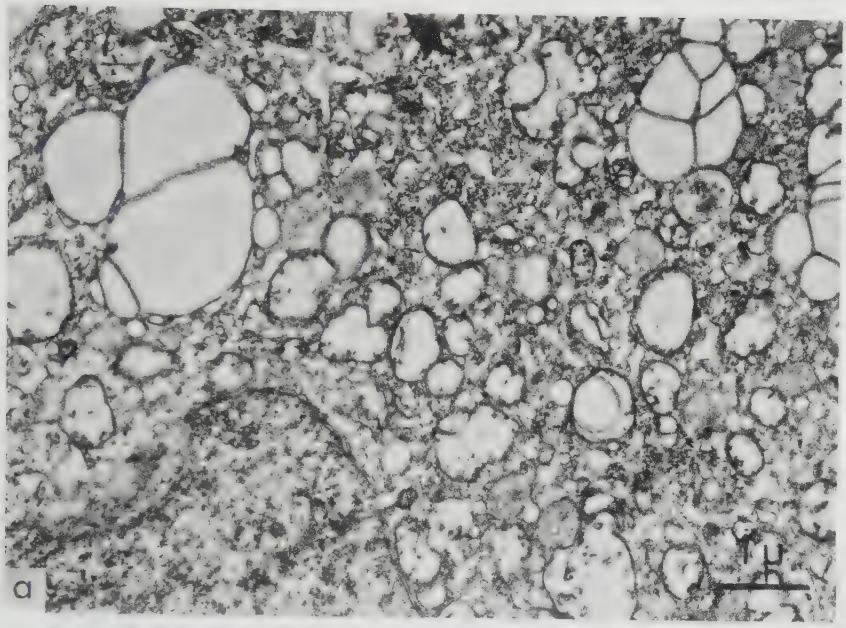


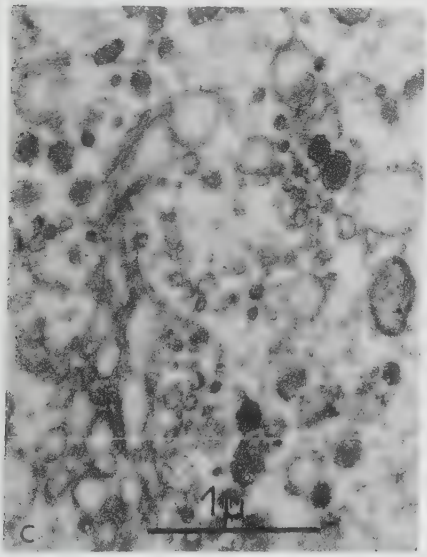

1 µ

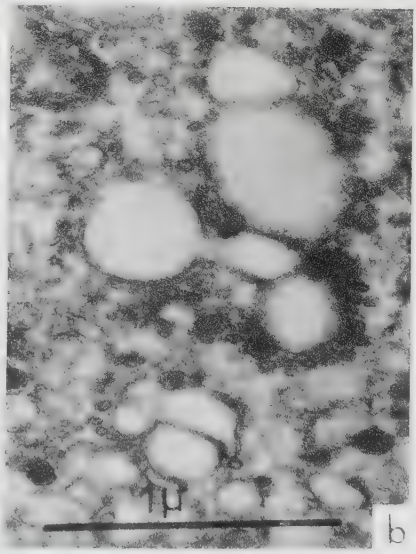


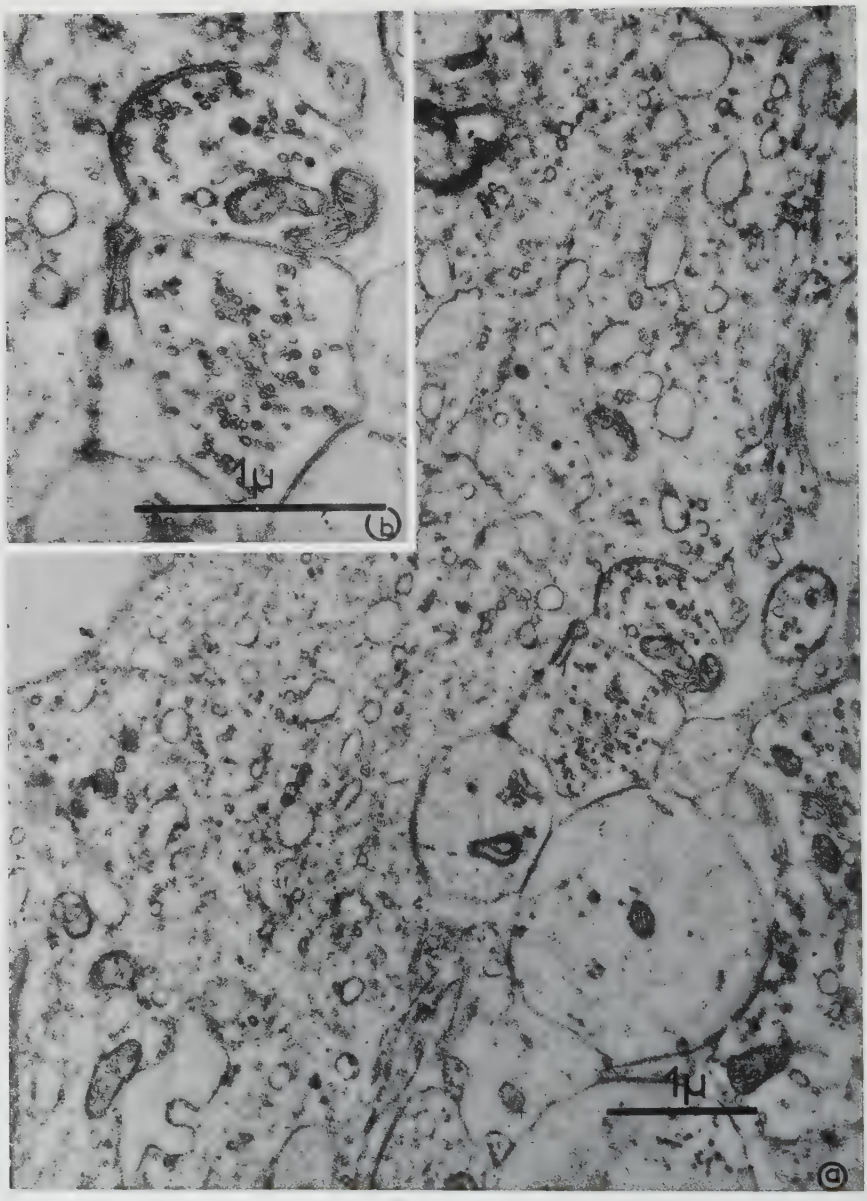

MASSON ET Cie

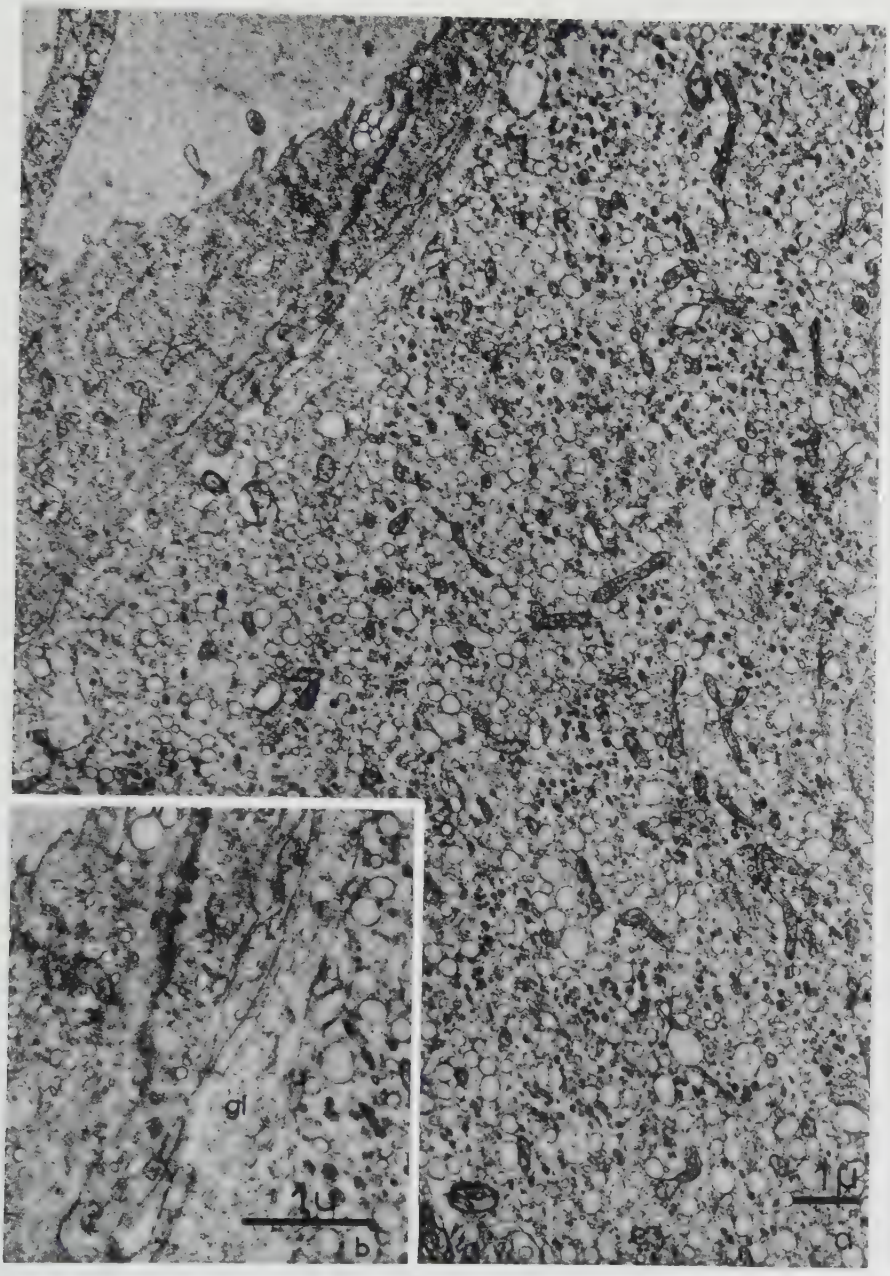
Phototypie Brunissen - Paris

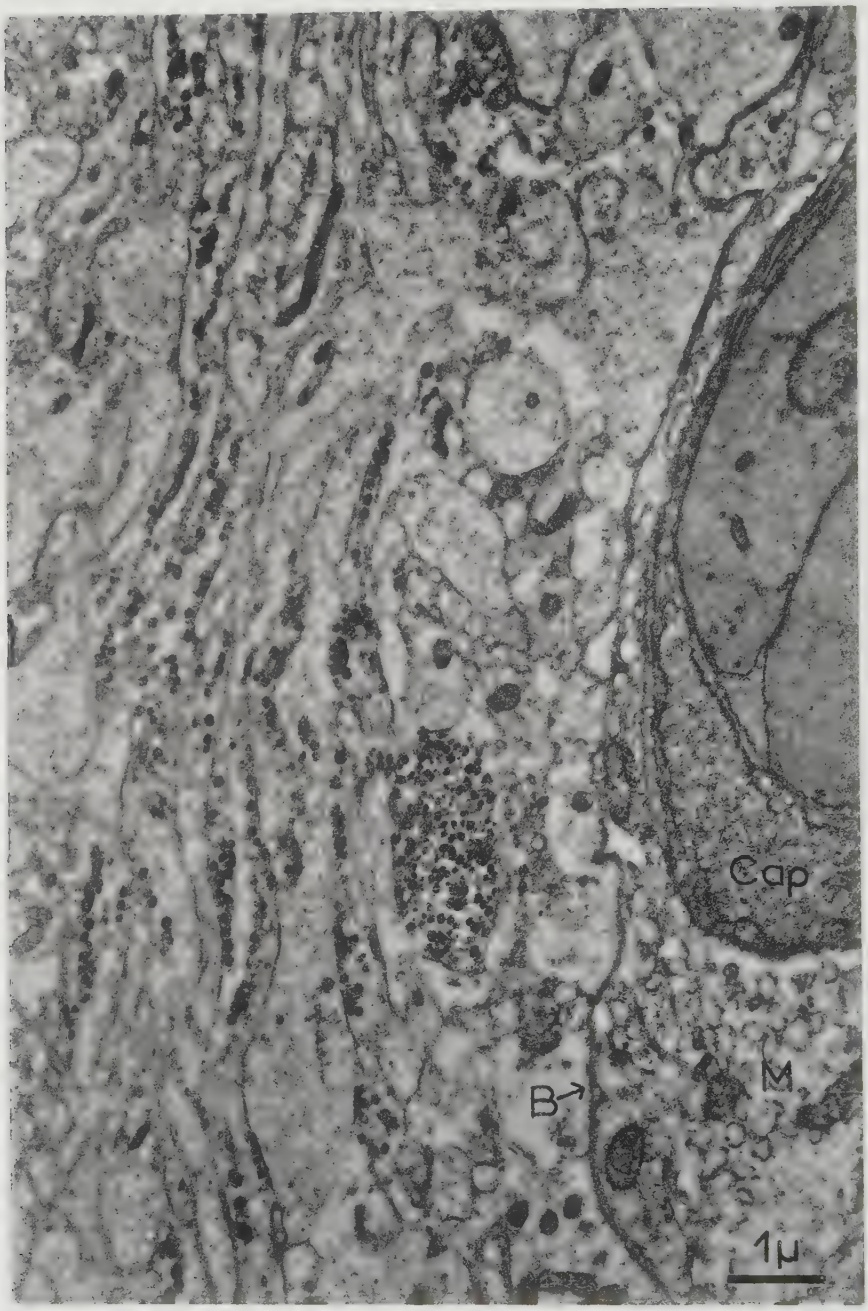

a
1µ

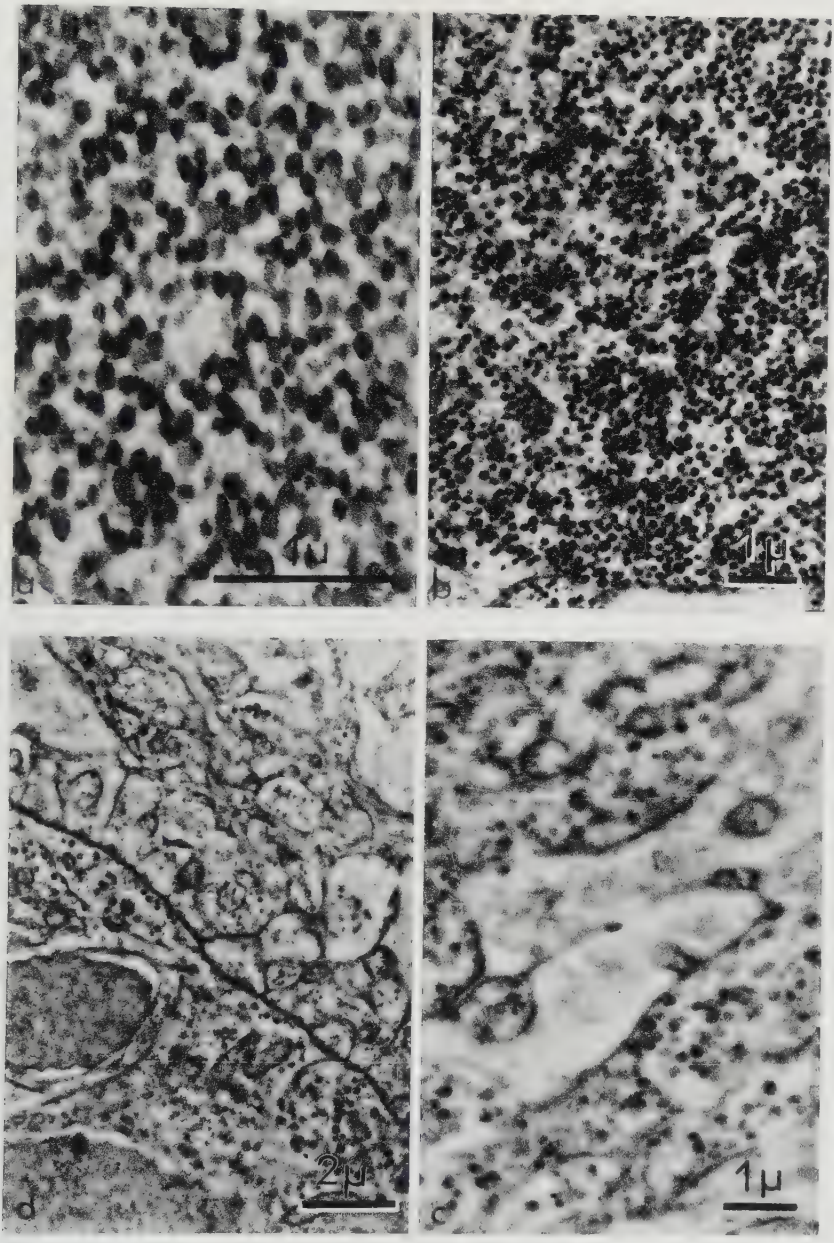

c
1µ

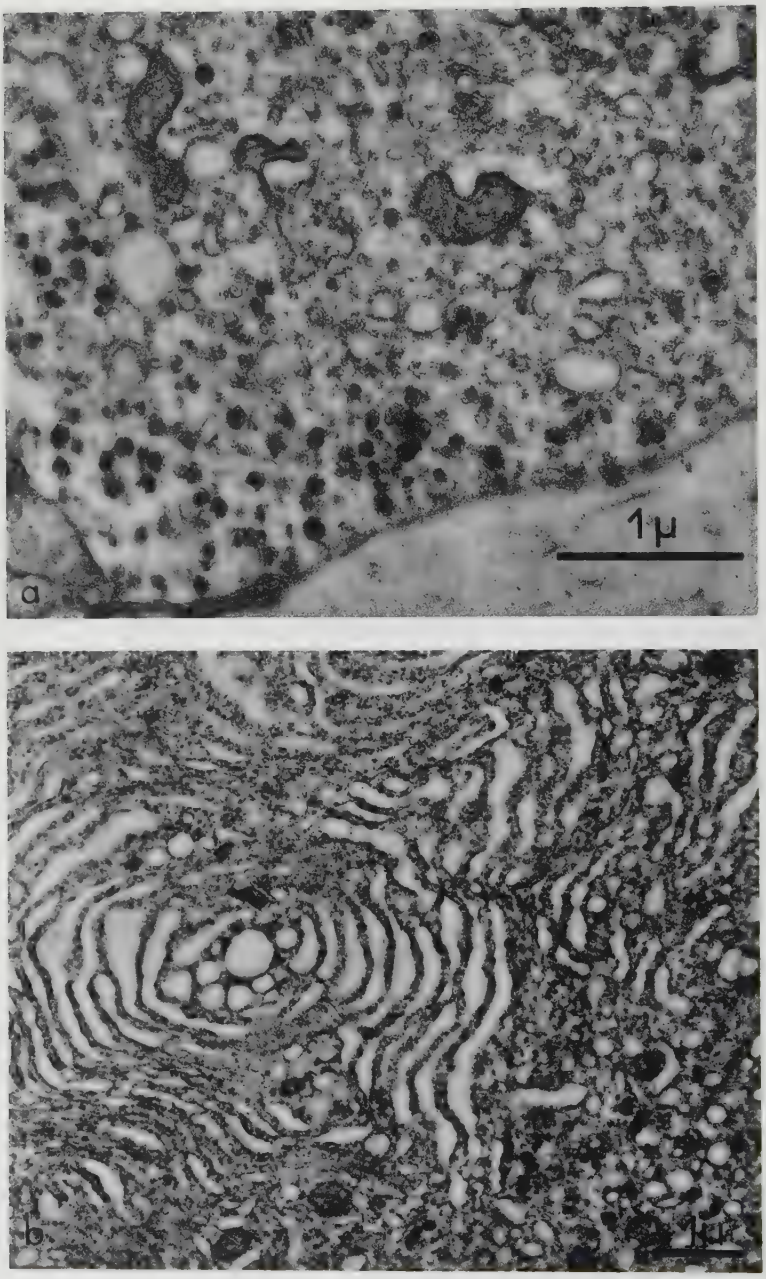

1µ
b

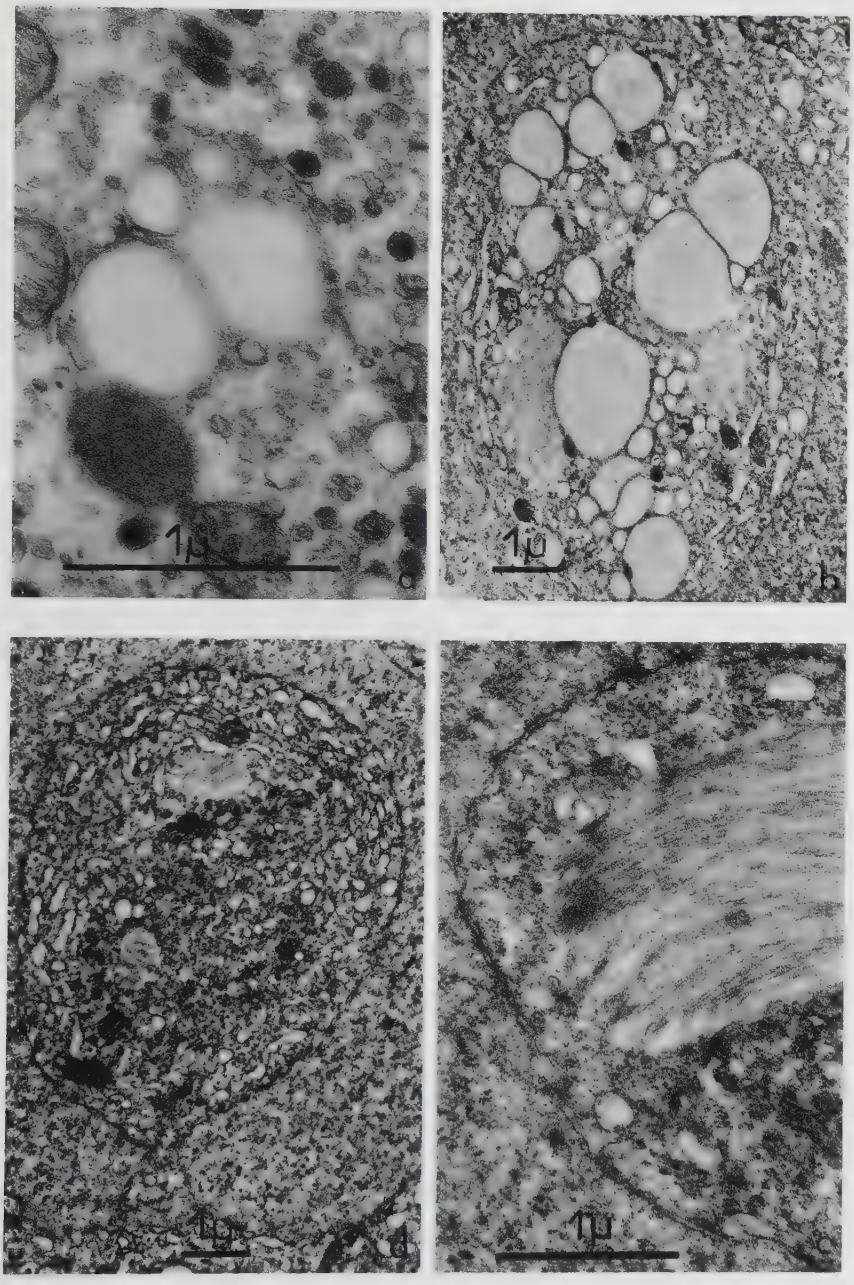

1μ
b
1μ
a

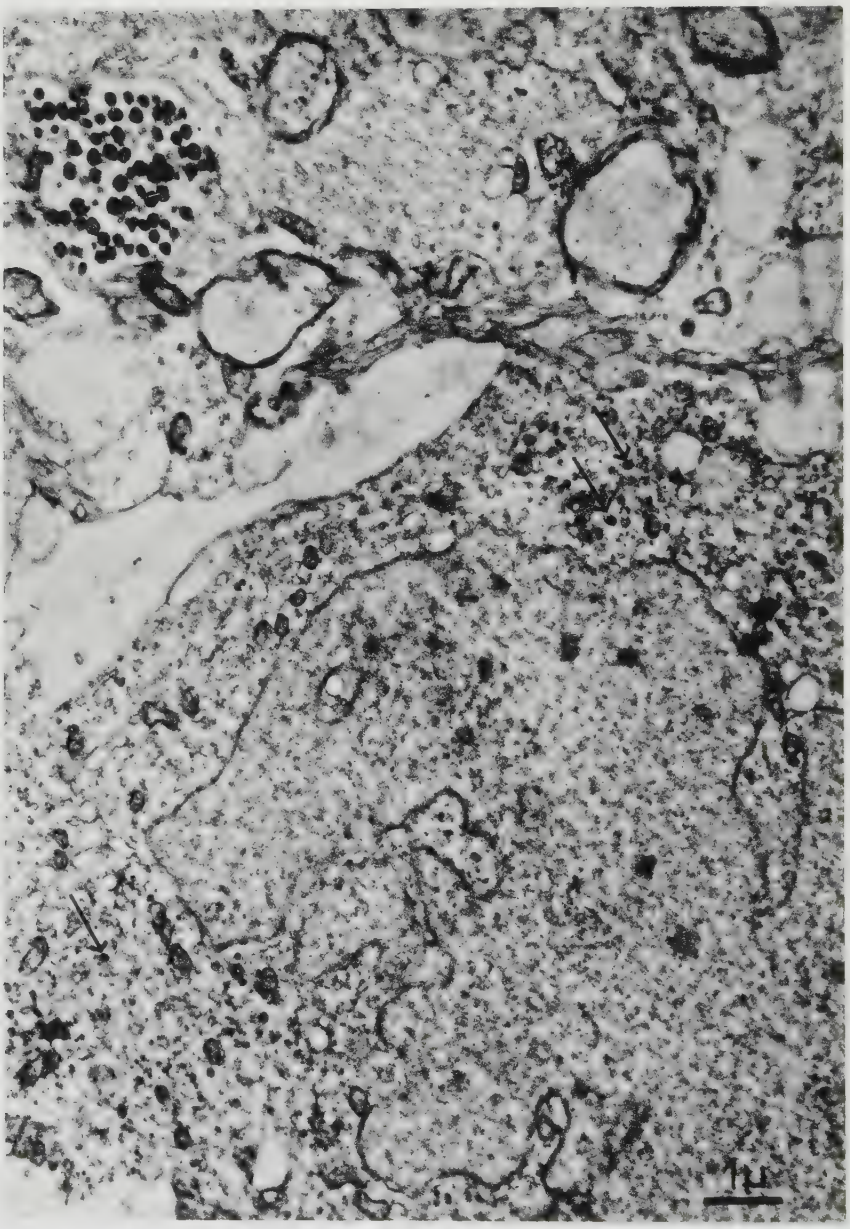

gl
1 µ
b
1 µ
a

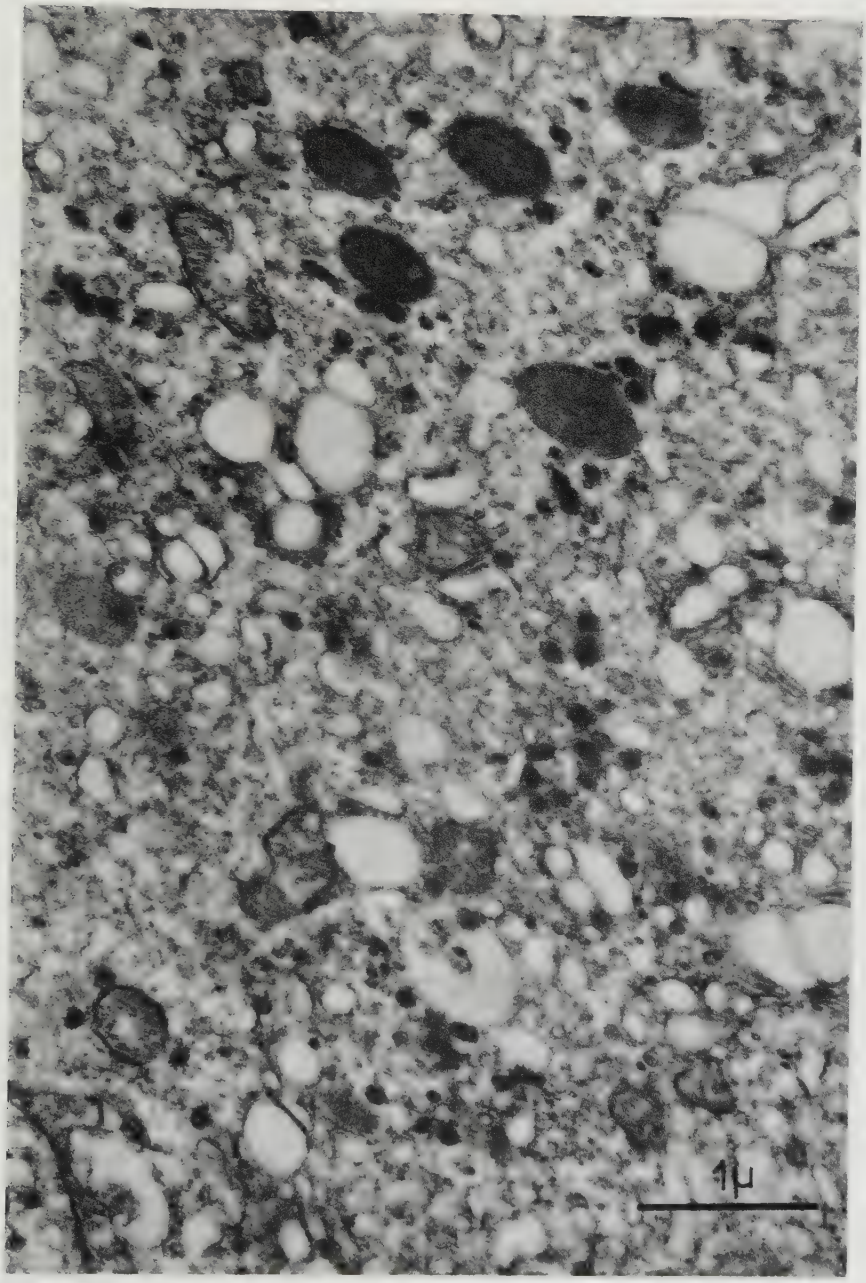

Cap
B
M
1µ


1µ
1µ
2µ
1µ


1µ
a
b

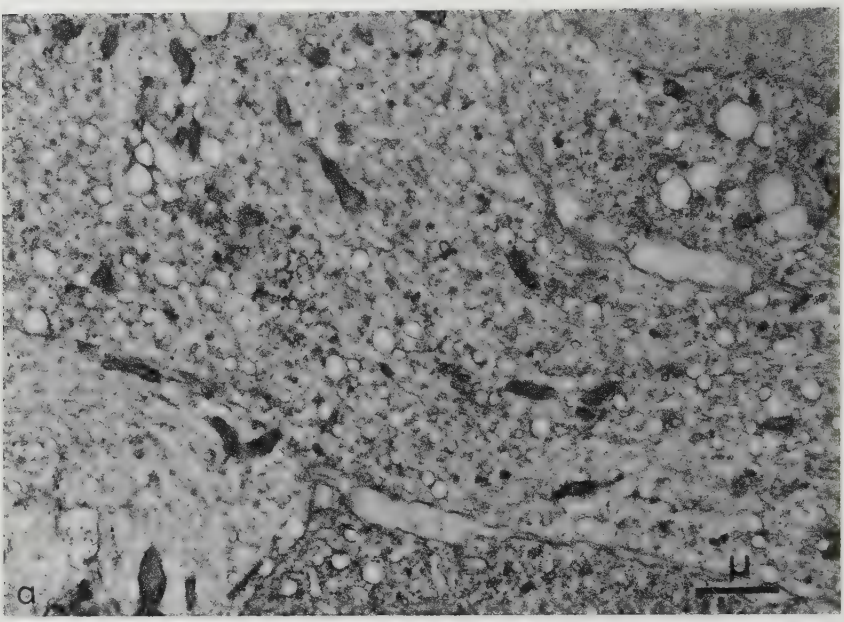

1µ
a
1µ
b
1µ
d
1µ
c

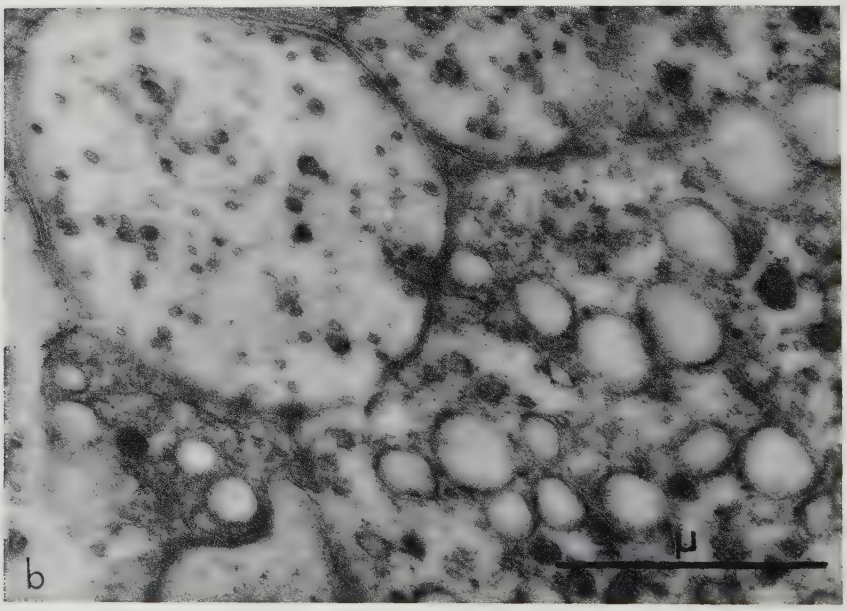

1µ

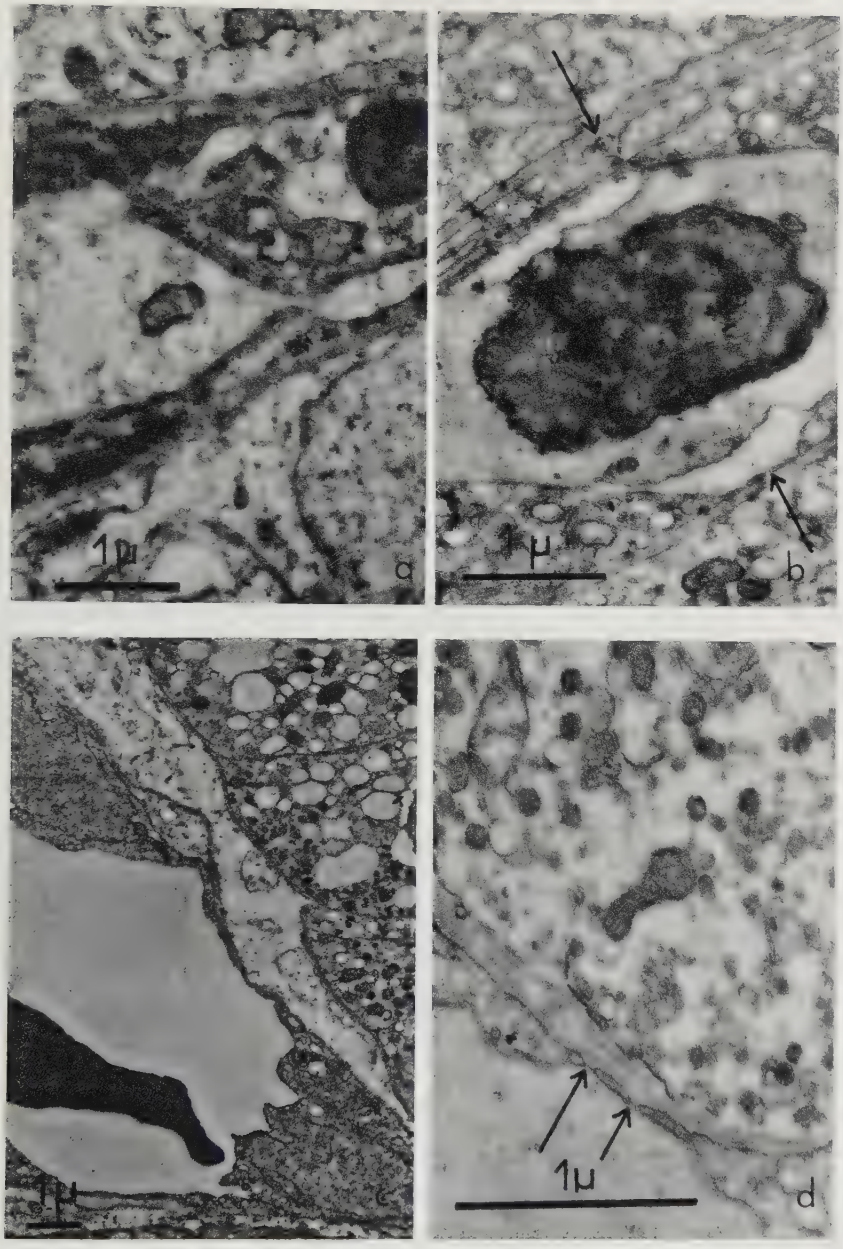


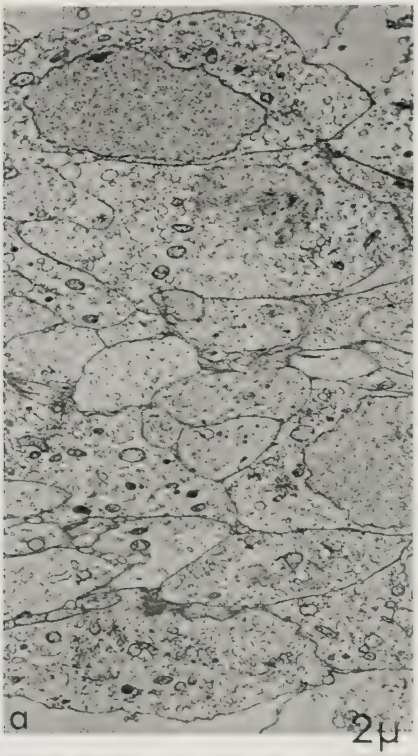

MASSON ET Cie

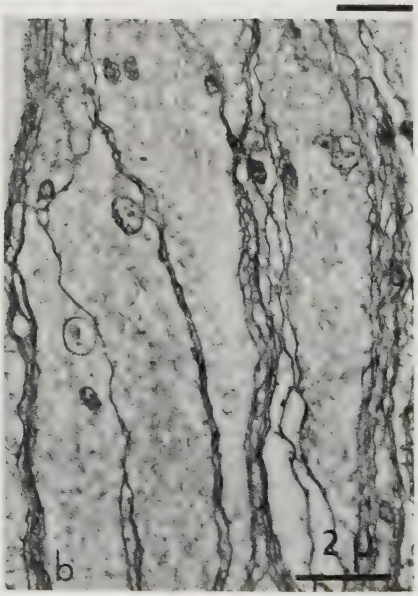
Phototypie Brunissen - Paris

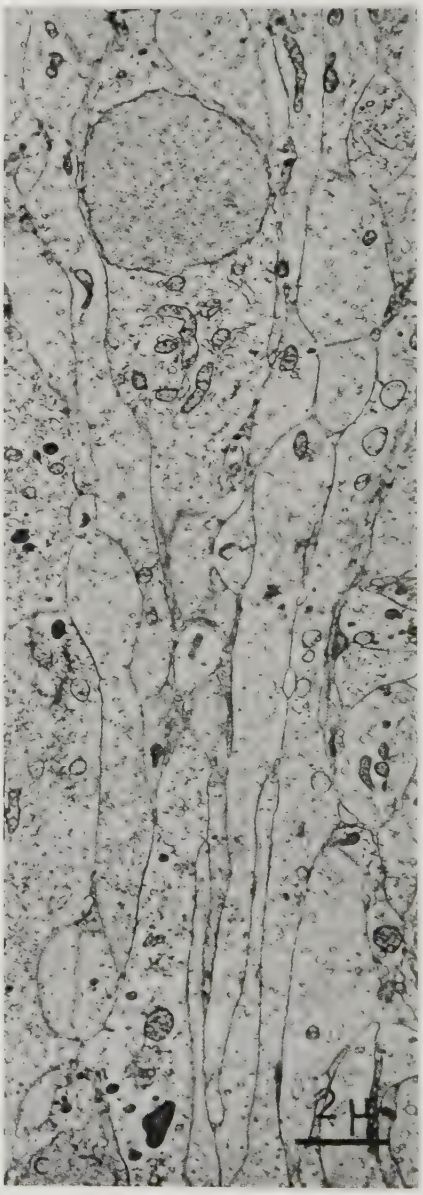

a
μ

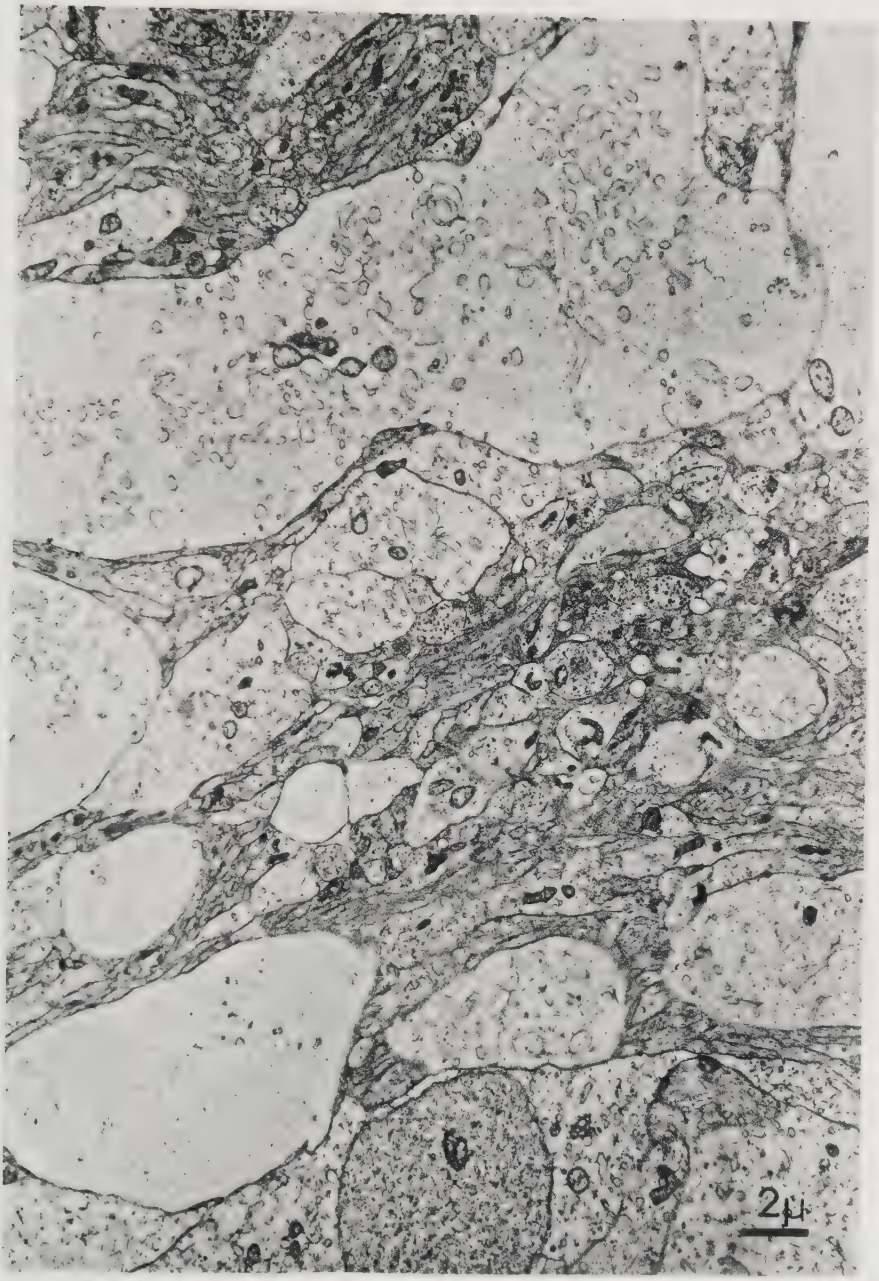

b
μ


1µ
a
1µ
b
1µ
c
1µ
d


a
2µ

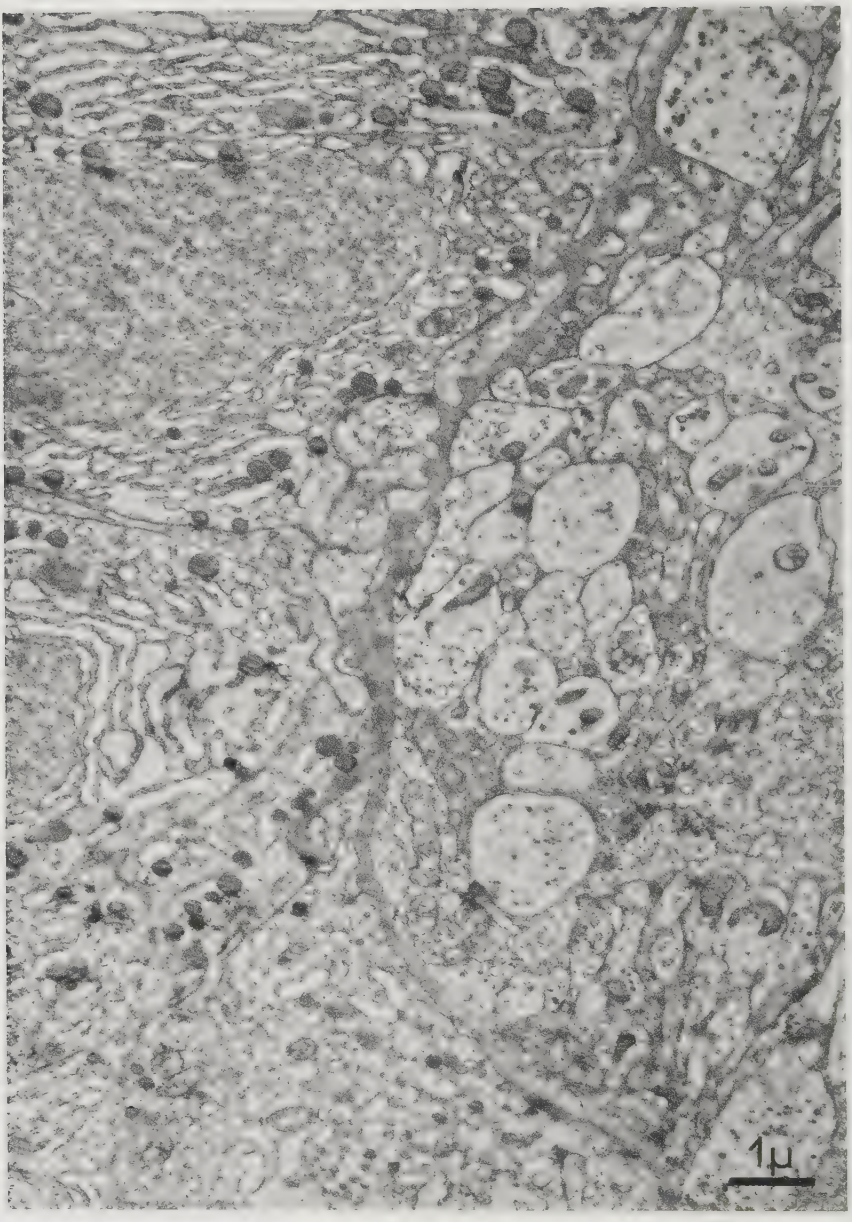

b
2µ

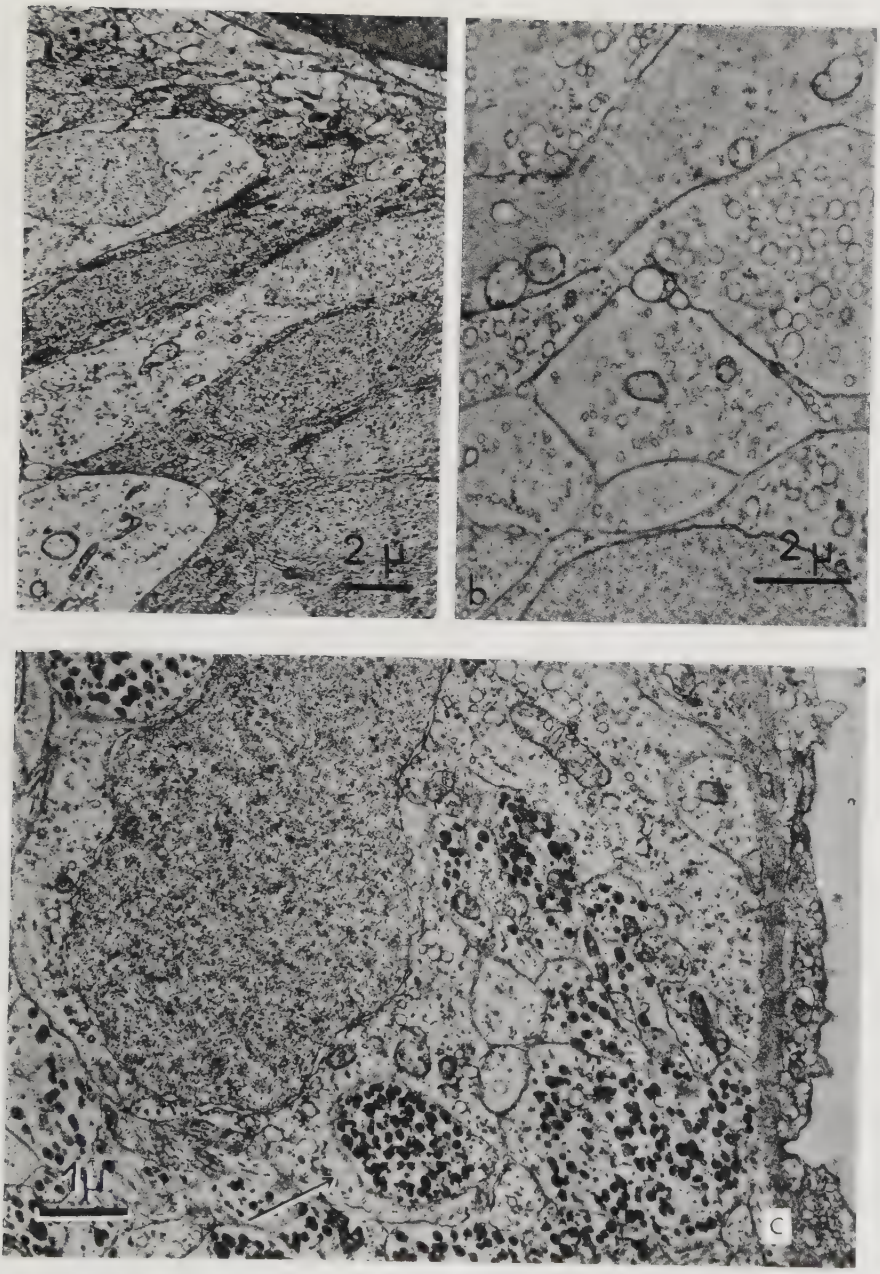

c
2µ



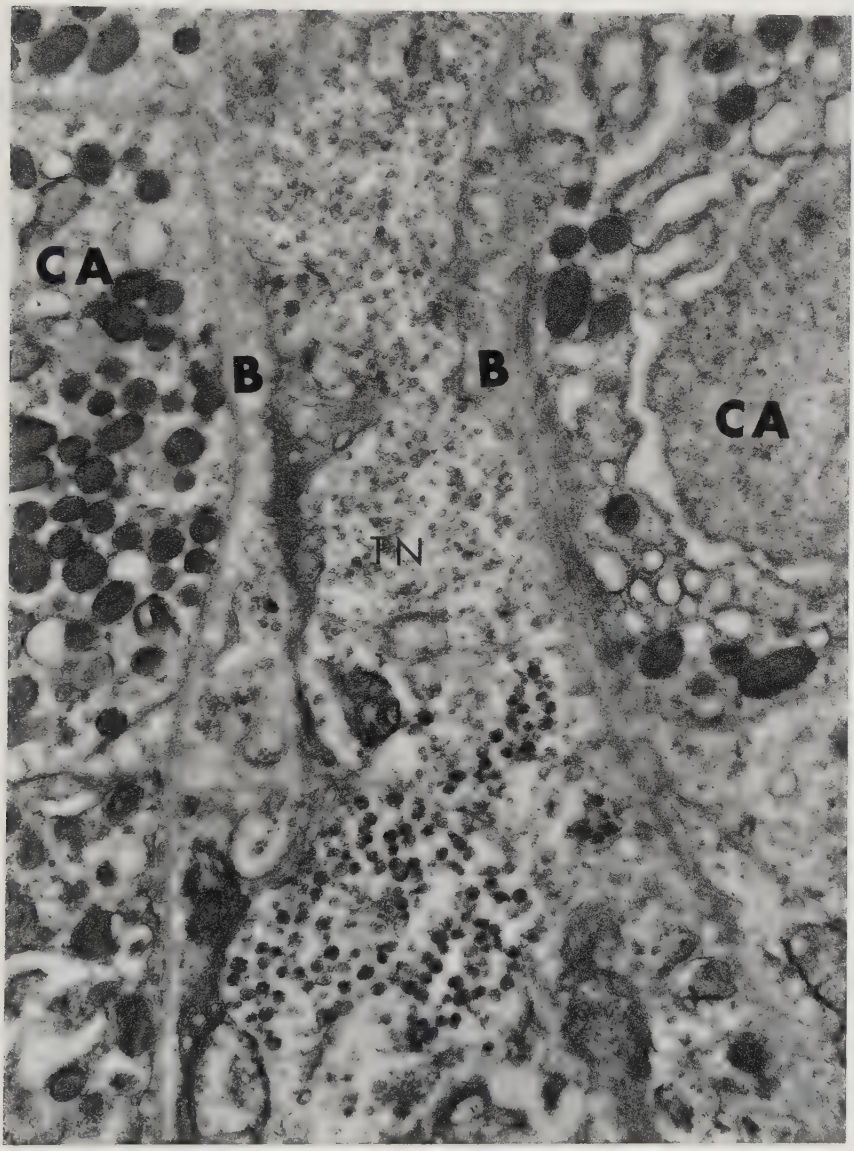

MASSON ET Cie

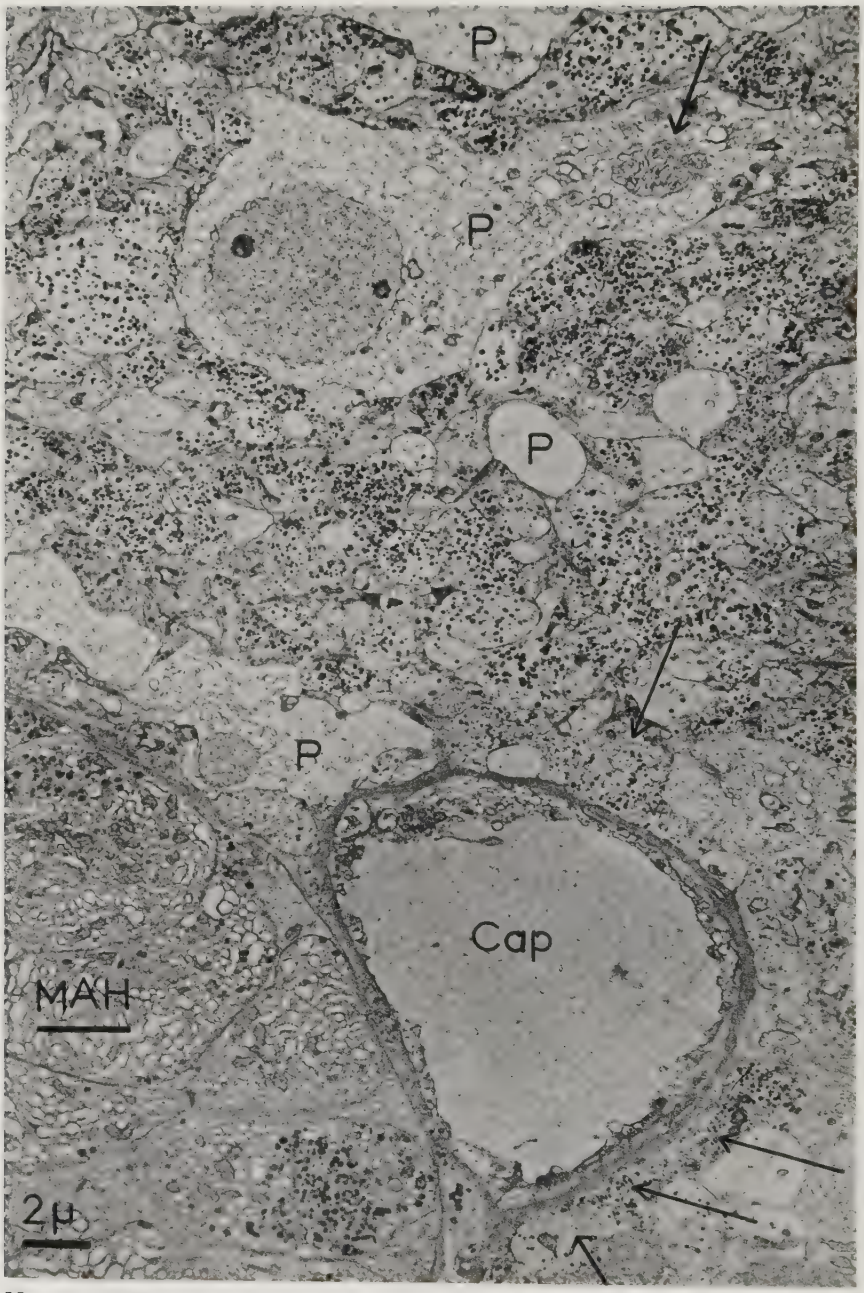
Phototypie Brunissen - Paris


1µ

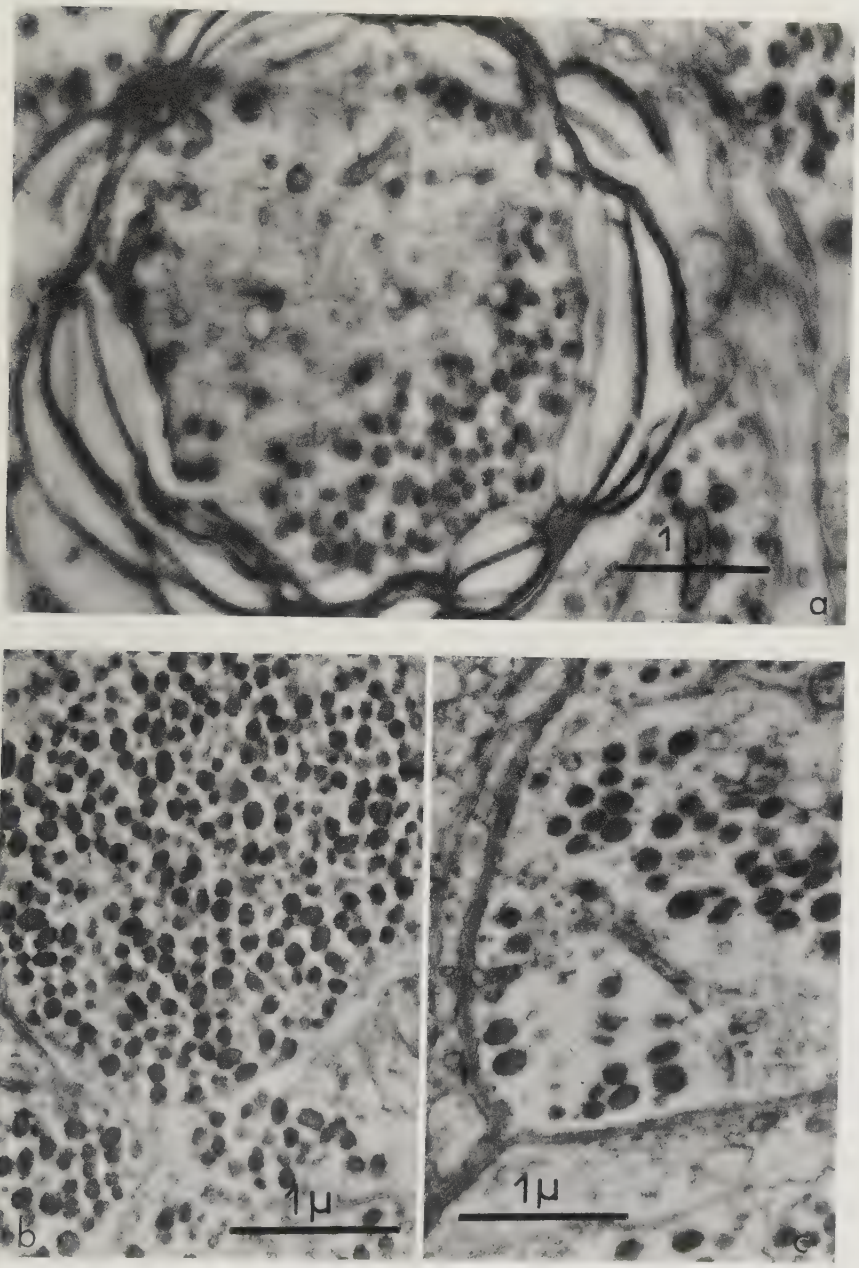

a
2 µ
b
2 µ
1 µ
c

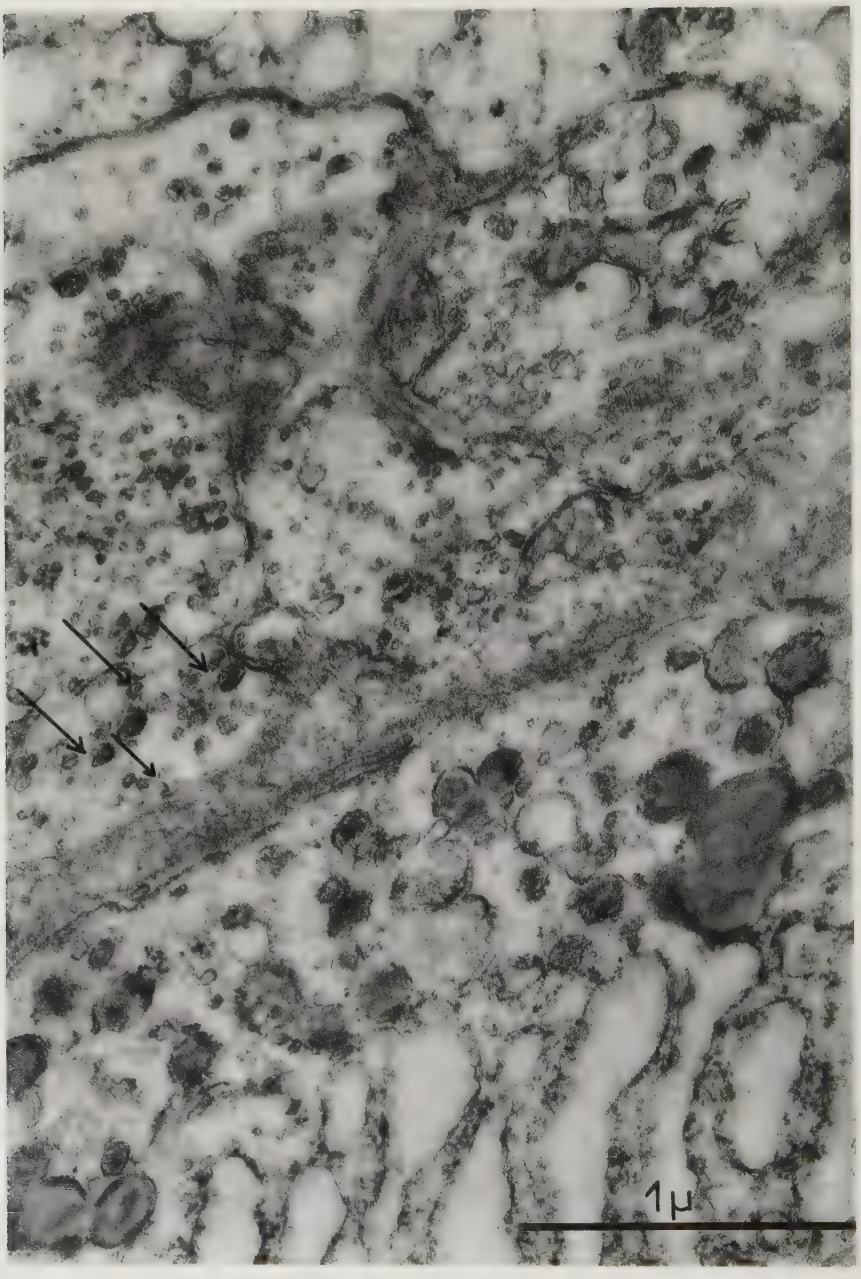
TN
TN
Cap

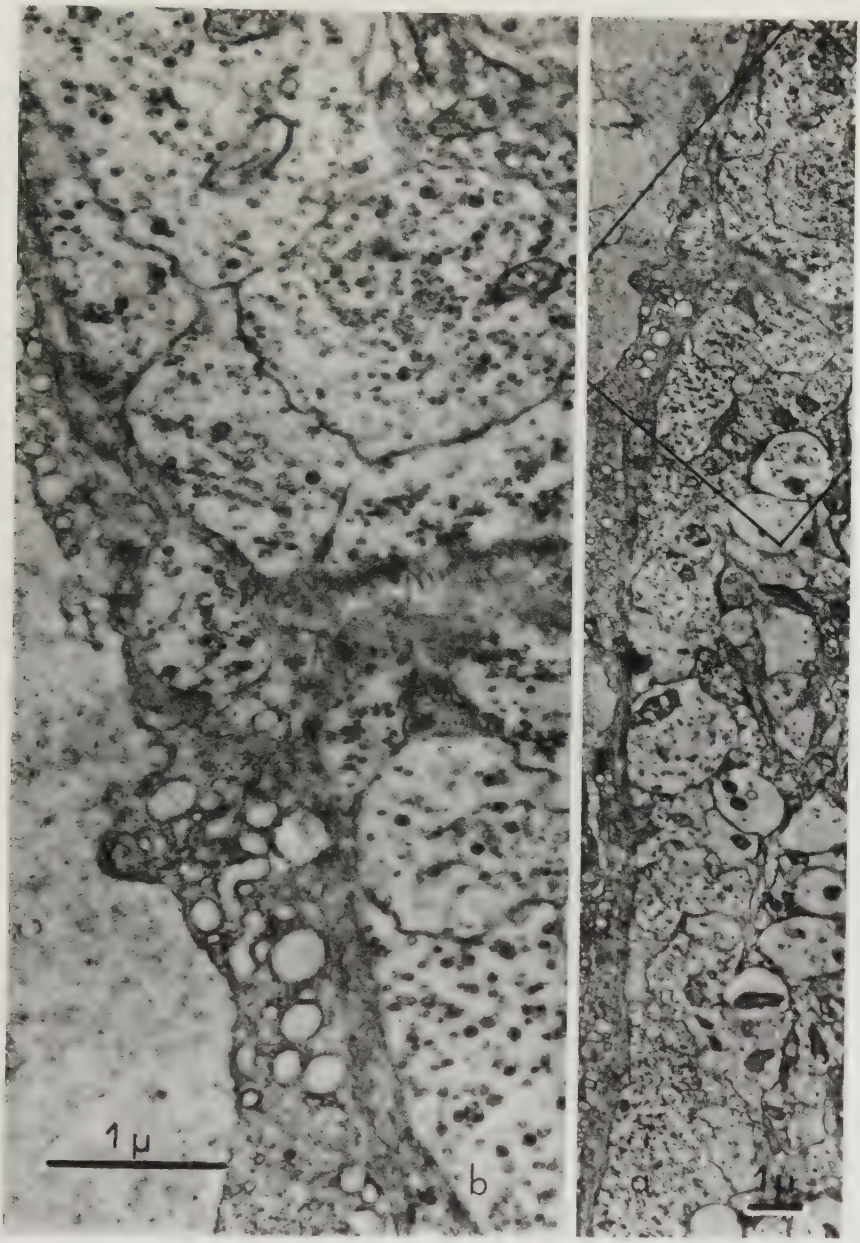

CA
B
B
CA
TN

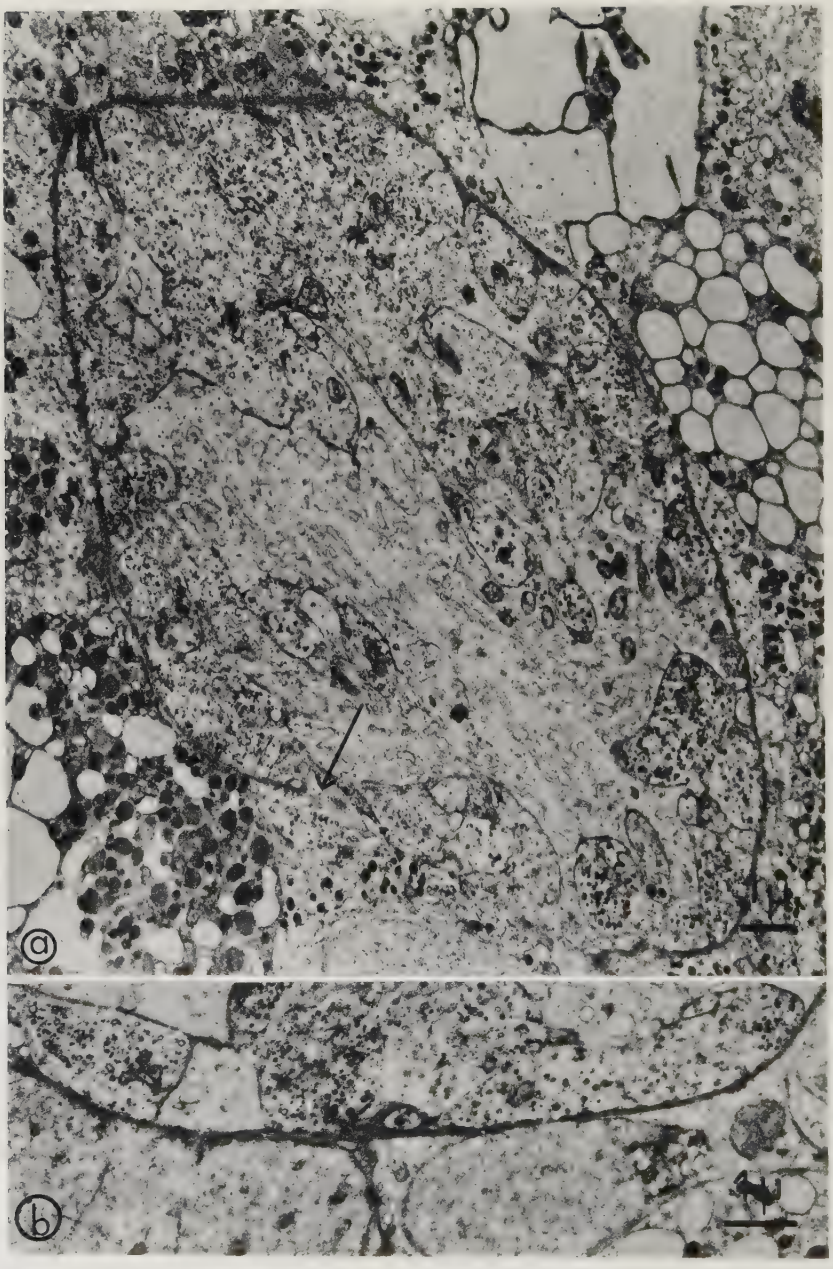


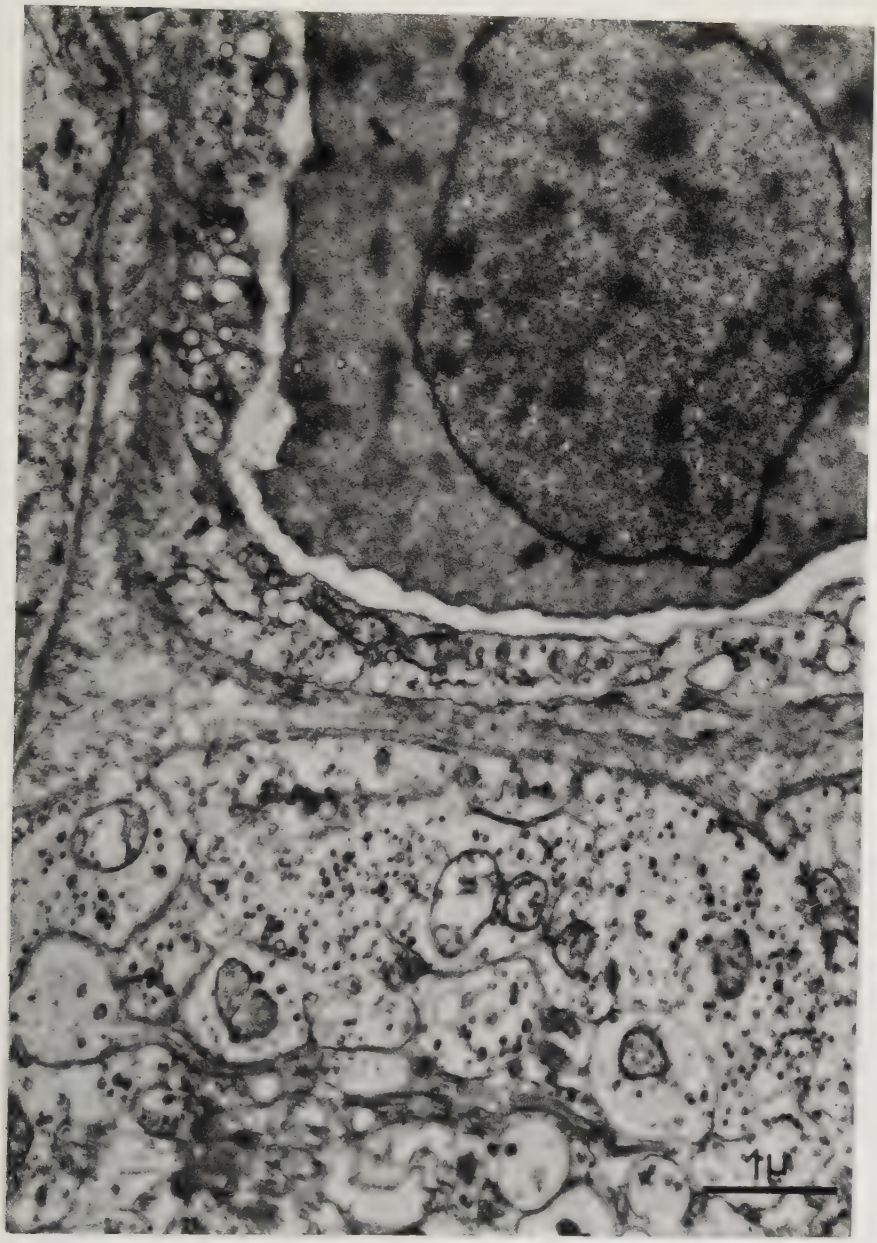

MASSON ET Cie
Phototypie Brunissen - Paris


1 µ
a
1µ
b
1µ
c


1μ

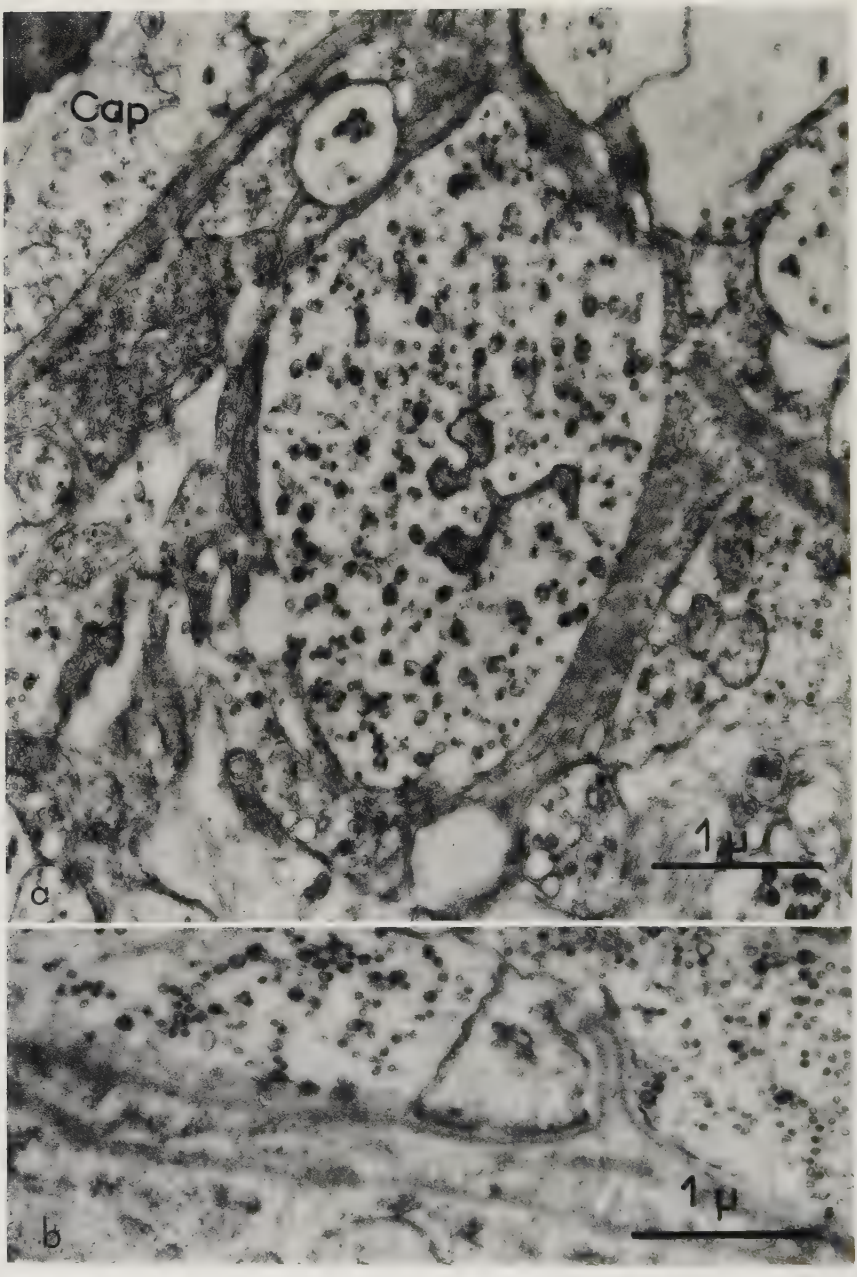

1 µ
b
a
1 µ


a
b

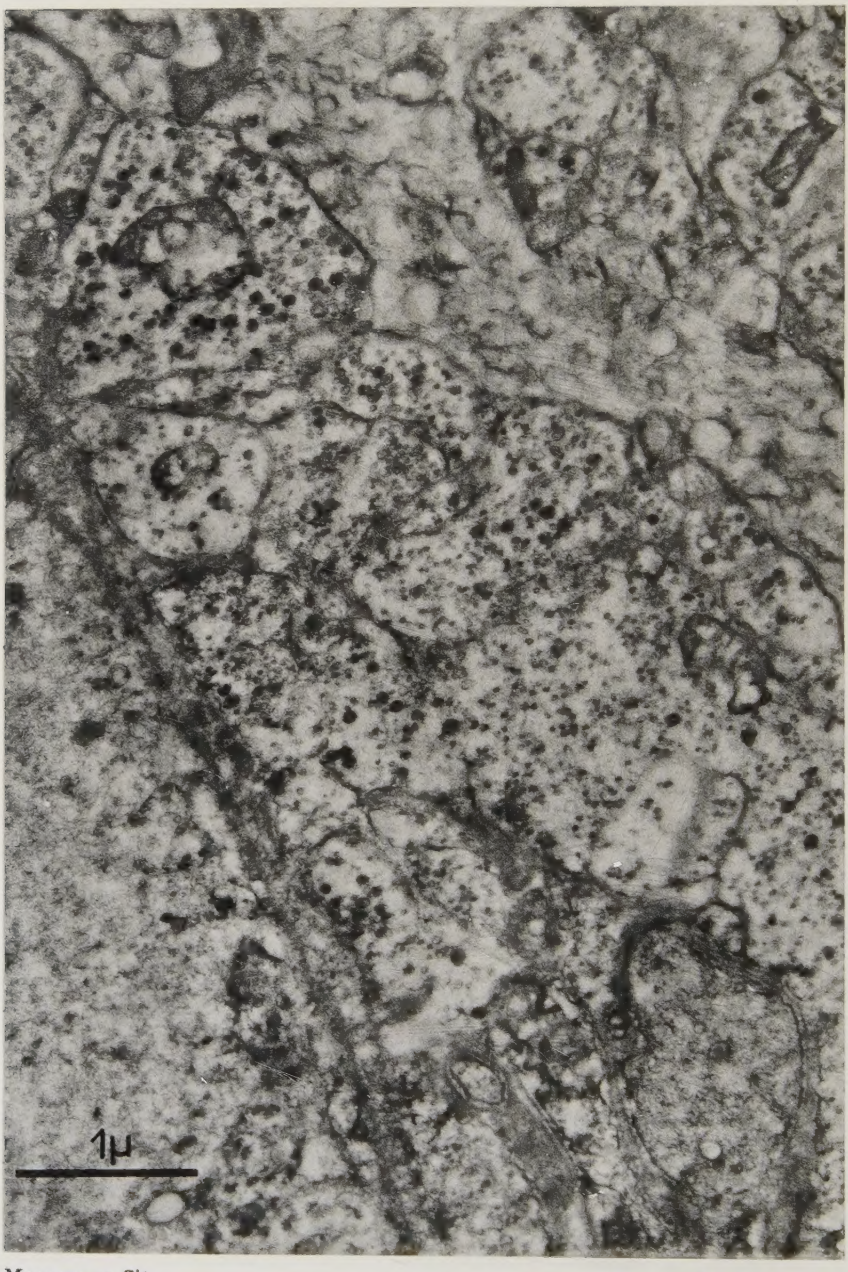



MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris


Cap
1 µ
a
1 µ
b

1µ




MASSON ET Cie Phototypie Brunissen - Paris

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 2e trim. 1965. N° d'ordre : 691.
Masson et Cie, Edit., Paris. Dépôt légal : 2e trim. 1965. N° d'ordre : 4191.
*(Printed in France.)*